STUDIEN ÜBER DIE ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER BLÜTEN EINIGER VALERIANACEEN

AKADEMISCHE ABHANDLUNG

VON

ERIK ASPLUND

MIT 58 ABBILDUNGEN IM TEXT

STOCKHOLM
ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.
1920

Uppsala
320

KUNGL. SVENSKA VETENSKAPSAKADEMIENS HANDLINGAR. Band 61. N:o 3.

STUDIEN ÜBER DIE ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER BLÜTEN EINIGER VALERIANACEEN

AKADEMISCHE ABHANDLUNG

WELCHE

ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

MIT ERLAUBNIS

DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN SEKTION DER

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT ZU UPPSALA

AM 27. MAI 1920 10 UHR VORMITTAGS

IM BOTANISCHEN HÖRSAAL

ÖFFENTLICH VERTEIDIGT WIRD

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

VON

ERIK ASPLUND

LIC. PHIL., SÖDERM.-NER.

STOCKHOLM

ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.

1920

KUNGL. SVENSKA VETENSKAPSAKADEMIENS HANDLINGAR. Band 61. N:o 3.

STUDIEN ÜBER DIE ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER BLÜTEN EINIGER VALERIANACEEN

VON

ERIK ASPLUND

MIT 58 ABBILDUNGEN IM TEXT

STOCKHOLM
ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.
1920

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551518_0025

Die Embryologie der Angiospermen ist besonders während der letzten zwei Jahrzehnte ein Gegenstand eifriger Forschungen gewesen. Ein sehr grosses Material von Tatsachen ist zusammengetragen worden hinsichtlich des Baues und der Entwicklung des Embryosackes, des Endosperms und des Embryo. Verschiedene Typen derselben sind bekannt geworden und auch an theoretischen Spekulationen fehlt es nicht. In der Tat ist unsere Kenntnis der betreffenden Dinge so weit entwickelt, dass die Möglichkeit, Tatsachen zu entdecken, die etwas prinzipiell neues darbieten, als ziemlich gering bezeichnet werden muss.

Indessen hat sich in der letzten Zeit eine Tendenz immer mehr geltend gemacht, die Resultate der Embryologie für die Systematik zu verwerten. Zu diesem Zweck sind aber Untersuchungen notwendig, die sich nicht nur auf eine einzige oder einige wenige Pflanzen eines engeren oder weiteren Verwandtschaftskreises beziehen, sondern diese Untersuchungen müssen sich auf ein Material erstrecken, das für den betreffenden Verwandtschaftskreis als repräsentativ gelten kann.

Auch ist es ja von grosser Bedeutung, dass nicht allzu grosse Teile des Systems in dieser Hinsicht unbekannt sind. Durch solche Lücken wird natürlich der Wert systematischer Schlussfolgerungen wesentlich beeinträchtigt. Durch die vorliegende Untersuchung wird beabsichtigt, einen Beitrag zur Ausfüllung einer solchen Lücke zu liefern. Gerade über die Familien der Reihe *Rubiales* scheinen mir embryologische Untersuchungen sehr erwünscht zu sein. Die wenigen, die bereits vorliegen, lassen auf das Vorkommen ziemlich grosser Unterschiede zwischen den verschiedenen Familien schliessen, ohne jedoch über die Verbreitung verschiedener Typen der Embryosackentwicklung und der Endospermbildung etc. annähernd genügende Aufschlüsse zu liefern. Im folgenden werden die Resultate meiner Untersuchungen der Valerianaceen dargelegt, ich habe mich auch mit den Dipsacaceen und den Caprifoliaceen beschäftigt und hoffe später Gelegenheit zu bekommen über diese Familien zu berichten.

Ehe ich zur Darstellung meiner Beobachtungen übergehe, möchte ich dem Präfekten des hiesigen botanischen Laboratoriums, Herrn Prof. Dr. O. Juel für wertvolle Ratschläge und für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat, meinen besten Dank aussprechen.

Für wertvolle Hilfe beim Anschaffen von Material bin ich den Herren Professor Dr. O. JUEL, Privatdozent Dr. O. DAHLGREN und Mag. phil. R. STERNER zum grössten Dank verpflichtet.

Uppsala, Botanisches Laboratorium, April 1920.

Material und Methoden.

Für die vorliegende Untersuchung ist fast ausschliesslich fixiertes Material benutzt worden. Betreffs *Valeriana officinalis*, *V. dioica* und *Valerianella olitoria* ist es von wildwachsenden Pflanzen gesammelt, betreffs *Valeriana montana*, *V. supina*, *V. alliariifolia*, *V. phu*, *Valerianella rimosa*, *V. eriocarpa*, *V. coronata*, *Centranthus ruber*, *C. macrosiphon*, *Fedia cornucopiae* und *Patrinia rupestris* von Exemplaren, die im hiesigen botanischen Garten gezogen sind. Gelegentlich wurde auch noch gewöhnliches Alkoholmaterial und nach üblichen Methoden aufgeweichtes Herbarmaterial verwendet.

Als Fixierungsflüssigkeiten wurden verwendet: die beiden JUELschen Gemische Zinkchlorid—Eisessig—Alkohol (2 Gr. $ZnCl_2$, 2 cm^3 Eisessig, 100 cm^3 50 % Alkohol) und $PtCl_4$—CrO_3—Eisessig (2,5 Gr. 10% $PtCl_4$-Lösung, 25 cm^3 2 % CrO_3-Lösung, 1 cm^3 Eisessig, 75 cm^3 destilliertes Wasser), die ZENKERsche Lösung (10 Gr. $HgCl_2$, 5 Gr. $K_2Cr_2O_7$, 2 Gr. Na_2SO_4, 10 cm^3 Eisessig, 200 cm^3 destilliertes Wasser) und die CARNOYsche Mischung (Absoluter Alkohol und Eisessig im Verhältnis 3:1 bis 4:1). Die letztgenannte Flüssigkeit ist hauptsächlich für junge Stadien zur Verwendung gekommen, hat aber oft auch von befruchtungsreifen Embryosäcken und Endospermstadien sehr gute Präparate geliefert. Die besten Resultate sind im allgemeinen mit $PtCl_4$—CrO_3-Eisessig oder mit der ZENKERschen Lösung erzielt worden. Für die Untersuchung der Entwicklung des Fruchtknotens und des Gefässbündelverlaufes in demselben kam im allgemeinen 95 % Alkohol mit etwas Eisessig versetzt zur Anwendung. In derartigem Material sind bisweilen überraschend gut fixierte Embryosäcke erhalten worden, z. B. der in Fig. 47 a—b abgebildete Embryosack.

Für die Untersuchung der frühesten Entwicklungsstadien des Fruchtknotens sind Schnitte von 5 μ Dicke verwendet worden, für die älteren Stadien ist die Dicke der Schnitte im allgemeinen 10 μ gewesen.

Die Präparate wurden im allgemeinen mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin gefärbt, bisweilen wurde jedoch die FLEMMINGsche Dreifärbung verwendet. Die Hämatoxylinfärbung wurde immer mit Lichtgrün- oder Orange G-Färbung komplettiert.

Die Staubfäden.

Wie von PAYER (1857, Pl. 130, Fig. 2, 3 und Pl. 132, Fig. 17) und BUCHENAU (1854, S. 108) nachgewiesen worden ist, werden die Staubfäden gleich nach oder gleichzeitig mit der Krone angelegt. Besonders früh wird der einzige Staubfaden der *Centranthus*-Arten angelegt (BUCHENAU a. a. O.). Dieser wächst anfangs schneller als die Krone und ist demnach der am meisten hervortretende Teil der jungen Blumenknospen (Fig. 1, 2). Schon ehe die Differenzierung in Filament und Anthere

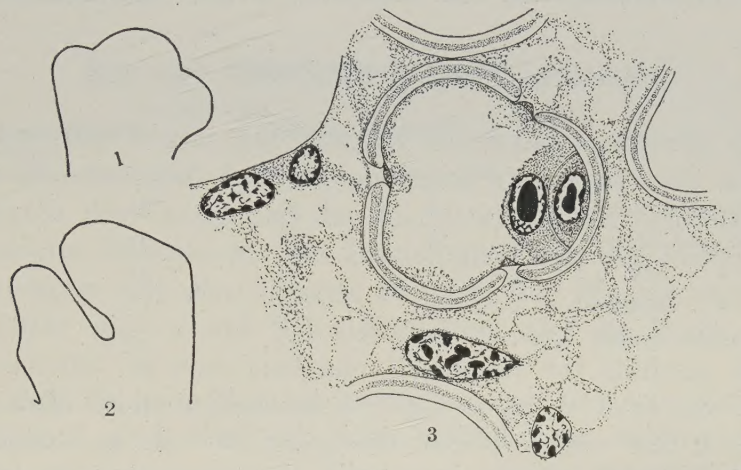


Fig. 1. *Centranthus ruber*, Längsschnitt einer jungen Blüte, in der Mitte die Anthere, rechts und links die Krone. — Fig. 2. *Centranthus macrosiphon*, Längsschnitt einer etwas älteren Blüte. Anthere, Krone und Pappus. Schnittrichtung senkrecht zu der der Fig. 1. — Fig. 3. *Valeriana officinalis*, Pollenkorn mit generativer Zelle, vom Periplasmodium umgeben. — Fig. 1 u. 2 Vergr. 160, Fig. 3. 900.

deutlich ist, werden die Epidermis und die subepidermale Schicht erheblich plasmareicher als das übrige Gewebe. In der subepidermalen Schicht werden wie gewöhnlich vier Archesporplatten differenziert, deren jede in einem Querschnitt mehrere Zellen enthält. Jede Archesporzelle wird durch eine perikline Wand geteilt. Von den beiden so entstandenen Zellen wird die äussere periklin geteilt und die äussere von den zuletzt gebildeten teilt sich noch einmal periklin. Die innere Tochterzelle der Archesporzelle wird zur Pollenmutterzelle. Von den drei, den Archesporzellen entstammenden Zellenschichten bildet die innerste die Tapetenschicht, die mittlere wird bald zerdrückt und schwindet später völlig und die äusserste bildet eine fibröse Schicht. Die Entwicklung der Antherenwand und der Pollenmutterzellen folgt also dem gewöhnlichen Schema. Die Pollenmutterzellen bilden in jedem Antherenviertel einen Teil eines einschichtigen Hohlzylinders. Vor der heterotypischen Teilung treten oft perikline Teilungen ein. In Querschnitten erscheint demnach der Pollenmutterzell-Komplex sichelförmig. Während des Synapsis-Stadiums liegen die Pollenmutterzellen dicht aneinander, sobald aber das Spirem fertig ist, beginnt das Lumen des Antheren-

faches grösser zu werden ohne dass sein Inhalt einen entsprechenden Zuwachs zeigt. Die Form des Antherenfaches wird immer mehr zylindrisch und die Pollenmutterzellen werden von einander frei. Während der Diakinese sind sie völlig frei und abgerundet, und ihr Plasma zeigt eine deutlich radiierende Struktur. Nach der heterotypischen Teilung unterbleibt die Wandbildung, und nach einem kurzen Interphasenstadium tritt die homotypische Teilung ein. Die Pollenbildung folgt demnach bei den Valerianaceen dem simultanen Typus, der ja unter den Dicotyledonen vorherrscht.

Während der Metaphasen der meiotischen Teilungen liegen die Chromosomen dicht angehäuft, weshalb ihre Anzahl nicht zu ermitteln ist. Während der Diakinese und der Interphase ist dies doch möglich, obgleich oft ziemlich schwierig. Es ist mir gelungen, die Chromosomenzahlen der folgenden Arten festzustellen:

Chromosomenzahl gerechnet in

Arten	Pollenmutterzellen		Samenanlagen	
	Diakinese	Interphase	Interphase	Homotypische Metaphase
Centranthus macrosiphon . . .	16	16	16	16
Valeriana montana	16	16	16	—
» *phu*	—	24	24	—
» *officinalis*	32	32	—	—
Patrinia rupestris	11	11	—	—

Die Chromosomenzahlen der vier ersten Arten können als Multipeln einer Grundzahl 8 aufgefasst werden und bilden dann die Serie 2×8, 3×8 und 4×8. Solche Serien sind ja keineswegs selten innerhalb Verwandtschaftskreisen verschiedener Ordnung (vgl. z. B. TISCHLER 1917). Es ist aber nicht möglich *Patrinia* in diese Serie einzufügen. Ihre Chromosomenzahl ist entweder eine vereinzelte Abweichung von den regelmässigen Zahlen innerhalb der Familie oder gehört einer anderen Serie, von deren es mir nicht gelungen ist, einen zweiten Vertreter zu finden (vgl. z. B. HOLMGREN 1919, S. 30). Die Zahl 11 ist jedenfalls anmerkungswert, sie ist früher nur bei wenigen Pflanzen gefunden worden (vgl. DAHLGREN 1916, S. 7).

Das interessanteste Moment in der Entwicklung der Staubfäden ist das Zerfliessen der Tapetenzellen, das zur Bildung eines Periplasmodiums führt. Die Periplasmodiumbildung ist von JUEL (1915) bei *Valeriana officinalis* untersucht worden. Ich habe ebenso gut entwickelte Periplasmodien gefunden bei *Valeriana phu, V. montana, V. alliariifolia, Valerianella olitoria, V. coronata, V. rimosa, V. eriocarpa, Centranthus ruber, C. macrosiphon, Fedia cornucopiæ* und *Patrinia rupestris;* nur bei *Valeriana supina* habe ich während der ganzen Pollenentwicklung das Verbleiben der Tapetenzellen auf ihren ursprünglichen Plätzen beobachten können.

Ein Detail im Verlauf der Periplasmodiumbildung mag erwähnt werden. Wie oben gesagt wurde, ist jedes Antherenfach anfangs im Querschnitt sichelförmig und wird später abgerundet. Schliesslich wird im Querschnitt die Grenzlinie zwischen der Tapetenschicht und der nächsten Wandschicht annähernd kreisrund, während der Raum innerhalb der Tapetenschicht immer etwas von der ursprünglichen Sichelform

behält. Die Tapetenschicht ist demnach längs der inneren Seite des Antherenfaches dicker als im übrigen. Ein Teil derselben besteht sogar aus 2—3 Zellenschichten und bildet eine in das Antherenfach hineinragende Partie. Die Bildung des Periplasmodiums wird dadurch eingeleitet, dass die Zellen dieser Partie schlauchförmige Fortsätze zwischen den Pollenmutterzellen aussenden (vgl. JUEL 1915). Die Tapetenzellen werden mehrkernig ehe die Periplasmodiumbildung einsetzt. Die Weiterentwicklung der Pollenkörner bietet nichts merkwürdiges. Die Wand wird verdickt und in Exin und Intin differenziert, wobei drei längliche Austrittstellen für den Pollenschlauch entstehen. Die Form der generativen Zelle ist ziemlich variierend und ihr Inhalt von Anfang an dicht und stark färbbar (Fig. 3).

Bau und Entwicklung des Gynäceums.

Besonders um die Mitte des vorigen Jahrhunderts wurde die ontogenetische Entwicklung der Blüten von den Morphologen und Anatomen eifrig studiert. Es wurde versucht durch die Verfolgung der Entwicklung der Blütenteile rückwärts bis zu den ersten Anlagen Beweise für die Homologisierung der Perianthblätter, Staubfäden und Fruchtblätter mit den übrigen Blättern der Pflanze zu finden. Hinsichtlich der Fruchtblätter zeigten sich Schwierigkeiten, und die Frage, in welchem Umfang der Stammscheitel in verschiedenen Fällen an der Bildung des Fruchtknotens Anteil nimmt, wurde lebhaft diskutiert. Indem einige Forscher meinten, dass der Achsenteil der Blüte an der Bildung der Scheidewände und Plazenten der mehrfächerigen Fruchtknoten einen beträchtlichen Anteil nehme, wollten andere jene beiden als Teile der Fruchtblätter ansehen, und es fehlte auch nicht an Versuchen, wenigstens die Plazenten als einen Kreis selbständiger »Blasteme» innerhalb des Fruchtblattwirtels zu erklären (vgl. TREVIRANUS 1838 und HUISGEN 1873). Besonders die unterständigen Fruchtknoten boten grosse Schwierigkeiten manchmal auch technischer Art (vgl. z. B. PAYER 1857, S. 624). Nach dem Einführen der Mikrotomtechnik wurden andere Probleme in den Vordergrund gestellt, und in den Untersuchungen der letzten Jahrzente über die Entwicklungsgeschichte der Blüten sind die jüngsten Stadien oft ganz ausser Acht gelassen. Das Interesse ist hauptsächlich auf die Entwicklung des Embryosackes, des Endosperms oder des Embryo oder auf zytologische Fragen gerichtet. Es fehlte jedoch auch nicht an Versuchen, mit Hilfe der modernen Technik die Frage der Rolle des Achsenteils in der Blüte zu lösen.

Da es mir interessant schien, Aufschlüsse darüber zu bekommen, ob die sterilen Fruchtfächer der Valerianaceen schon vom Anfang an dem fertilen ungleichwertig sind, habe ich den jüngsten Stadien der Entwicklung des Fruchtknotens besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Dies um so mehr, als die in der Litteratur bereits vorhandenen, ziemlich zahlreichen Angaben über den Bau und die Entwicklung des Valerianaceen-Gynäceums unvollständig und nicht selten einander widersprechend sind.

Ehe ich über meine einschlägigen Untersuchungen berichte, dürfte eine kurze Übersicht über den Bau der Valerianaceen-Infloreszenzen angemessen sein. — Die Infloreszenzen sämmtlicher Valerianaceen sind Dichasien oder von solchen abgeleitet; zusammengesetzte Infloreszenzen kommen häufig vor. Die regelmässigsten Dichasien finden sich bei den Arten der Gattungen *Valeriana* und *Valerianella*. Sie gehören dem gewöhnlichen Typus an, d. h. die Seitensprosse eines relativen Hauptsprosses sind antidrom. Von den beiden Seitensprossen ist der α-Spross mit dem Hauptspross homodrom. Die β-Sprosse sind beträchtlich grösser und entwickeln sich früher als die α-Sprosse. Hier kommt also nach EICHLERS (1875, S. 37) Terminologie der Fall »α-Spross gemindert homodrom» (Caryophyllaceen-Typus) vor. Bei den letzten Verzweigungen werden die Knospen in den Axillen der α-Vorblätter völlig unterdrückt, die Infloreszenzäste enden deshalb mit 2—3(—4)-blütigen Wickeln. Bei *Centranthus* und *Fedia* sind die monochasialen Teile der Infloreszenzen erheblich länger. Bei *Fedia* tritt der Übergang zum Wickel auf der Seite des α-Vorblattes um eine Sprossgeneration früher ein als auf der des β-Vorblattes. Auf der einen Seite der Gipfelblüte eines Infloreszenzastes steht demnach ein einfacher Wickel, auf der anderen ein Doppelwickel. Vor und während der Anthese, wo die Internodien kurz sind, ähneln deshalb die letzten Verzweigungen der *Fedia*-Infloreszenz Trichasien.

Über Komplikationen in der *Patrinia*-Infloreszenz, vgl. EICHLER 1875, S. 274.

Valerianella und Fedia.

Bei den meisten *Valerianella*-Arten und bei *Fedia* sind die sterilen Fächer des Fruchtknotens stärker entwickelt als bei den meisten übrigen Gattungen. Bei einigen Arten stehen sie hinter dem fertilen gar nicht zurück oder sind geradezu grösser als dieses, was besonders in den Wickeln der *Fedia*-Infloreszenz der Fall ist. Die beiden genannten Gattungen müssen deshalb als Repräsentanten des ursprünglichsten Typus innerhalb der Familie erachtet werden. Sie sind deshalb als Untersuchungsobjekte am meisten geeignet, wo es sich darum handelt, den Bau des Valerianaceen-Fruchtknotens klar zu stellen. Schon bei diesen Gattungen ist indessen die Reduktion so weit gegangen, dass eine Homologisierung mit einem nach dem gewöhnlichen Typus gebauten Fruchtknoten nicht ganz leicht ist. Auch müssen erhebliche technische Schwierigkeiten überwunden werden. Es müssen sehr kleine Knospen untersucht werden, die im freipräparierten Zustande sehr schwierig zu orientieren sind. Infolge der sehr kurzen Stiele der jungen Blütenknospen und der Keulenform derselben bekommt man beim Schneiden grösserer oder kleinerer Infloreszenzteile nur selten gut orientierte Schnitte. Trotz Massenherstellung von Präparaten ist es mir nicht gelungen, zur Abbildung geeignete Schnitte von allen Stadien, die erwünscht wären, zu erhalten.

Die untersuchten Arten stimmen der Hauptsache nach mit einander überein, zeigen aber in einigen Fällen Verschiedenheiten, die grösstenteils durch die verschiedene Ausbildung der sterilen Fruchtknotenfächer bedingt sind.

Valerianella olitoria. Nachdem die Krone und die Staubfäden angelegt worden sind, und etwa gleichzeitig mit dem Erscheinen der Pappusanlage, hört die Mittelpartie des Blütenbodens auf in die Höhe zu wachsen. Es entsteht demzufolge eine Vertiefung (vgl. PAYER 1857, Pl. 132, Fig. 21). Diese hat von oben gesehen die Form eines Dreiecks mit abgerundeten Ecken. Sie wird bald gegen die Basis erweitert und bekommt dann die Form eines Pyramidenstumpfes mit eingebuchteten Seitenflächen (Fig. 4, 5). An der Basis ist die ursprüngliche, im Querschnitt abgerundet dreieckige Form erhalten, nach oben zu wird die Form des Querschnittes die eines Dreiecks mit eingebuchteten Seiten und spitzen Winkeln. Dieser pyramidenförmige Hohlraum, der die Fruchtknotenhöhle darstellt, wendet eine Seitenfläche gegen das α-Vorblatt, eine Ecke gegen das β-Vorblatt.[1]

Die Zentralpartie des Bodens der Fruchtknotenhöhle fängt bald an, schneller als die umgebenden Teile desselben zu wachsen. Es wird demnach ein Höcker gebildet (vgl. Fig. 6), der anfangs frei in die Mitte des Hohlraumes hineinragt. Der Zuwachs ist besonders stark in der auf Fig. 6 punktierten Zone. Bald beginnt der zwischen der Zentralpartie und der dem α-Vorblatt zugekehrten Wand der Höhle gelegene Teil des Bodens an dem Wachstum teilzunehmen, weshalb die Zentralpartie auf einem durch den unteren Teil der Fruchtknotenhöhle geführten Schnitt mit der erwähnten Wand zusammenhängt (Fig. 7). Längs den Wänden treten jetzt Rillen auf, die im unteren Teil am schärfsten hervortreten. Wenn die beiden Rillen an den Wänden, die nicht gegen ein Vorblatt gewendet sind, mit der Zentralpartie zusammenstossen, beginnen diejenigen Teile des Bodens, die zwischen der Zentralpartie und den erwähnten Wänden liegen, an dem Höhenwachstum teilzunehmen. Der Fruchtknoten wird demzufolge im unteren Teil dreifächerig. Die Scheidewände, die das gegen das β-Vorblatt liegende Fach abgrenzen, sind jetzt niedriger als die dritte. Der Längenzuwachs des Fruchtknotens ist immer noch interkalär und besonders stark in der oben erwähnten Zone; sein Hauptresultat wird demnach eine Vertiefung der Fruchtknotenfächer. Der Zuwachs in der Horizontalebene ist nicht nach allen Richtungen gleichmässig, sondern erheblich stärker gegen das β-Vorblatt zu. Die Zentralpartie, die jetzt zur Mittelsäule des Fruchtknotens geworden ist, wird dadurch der gegen das α-Vorblatt gerichteten Wand genähert, und das gegen das β-Vorblatt gerichtete Fach wird grösser als die beiden anderen.

Bald beginnt der oberste Teil der Zentralpartie an der diesem Fach zugekehrten Seite in horizontaler Richtung zu wachsen, so dass ein in das Fach hineinragender Höcker gebildet wird. Dieser Höcker wird zur einzigen fertilen Samenanlage entwickelt. Der Gipfel der Zentralpartie stellt jetzt einen Rücken dar, der einerseits die unmittelbare Fortsetzung der Wand zwischen den beiden dem α-Vorblatt zuge-

[1] Infolge des starken Druckes, den die verschiedenen Teile der wachsenden Infloreszenz auf einander ausüben, werden oft Teile der Infloreszenz oder einzelne Blütenknospen aus ihrer normalen Lage verschoben, weshalb die Orientierung der jungen Fruchtknoten sehr unregelmässig erscheint. Durch Untersuchung der langgestielten wenigblütigen Infloreszenzen, die oft in den untersten Axillen der Pflanze entwickelt werden und in denen diese Verschiebungen nicht störend einwirken, bin ich zu dem oben dargestellten Resultat betreffs der wirklichen Orientierung des Fruchtknotenhohlraumes gekommen.

kehrten Fächern ist, und andererseits von der jungen Samenanlage (später dem Funiculus) fortgesetzt wird (Fig. 10, 11). Die drei Scheidewände wachsen weiter in die Höhe und bekommen oberhalb des Gipfels der Zentralpartie freie Ränder. Infolge dieser Form entstehen zwischen der Zentralpartie und den Scheidewänden, die das fertile Fach begrenzen, zwei Furchen (Fig. 10, 15).

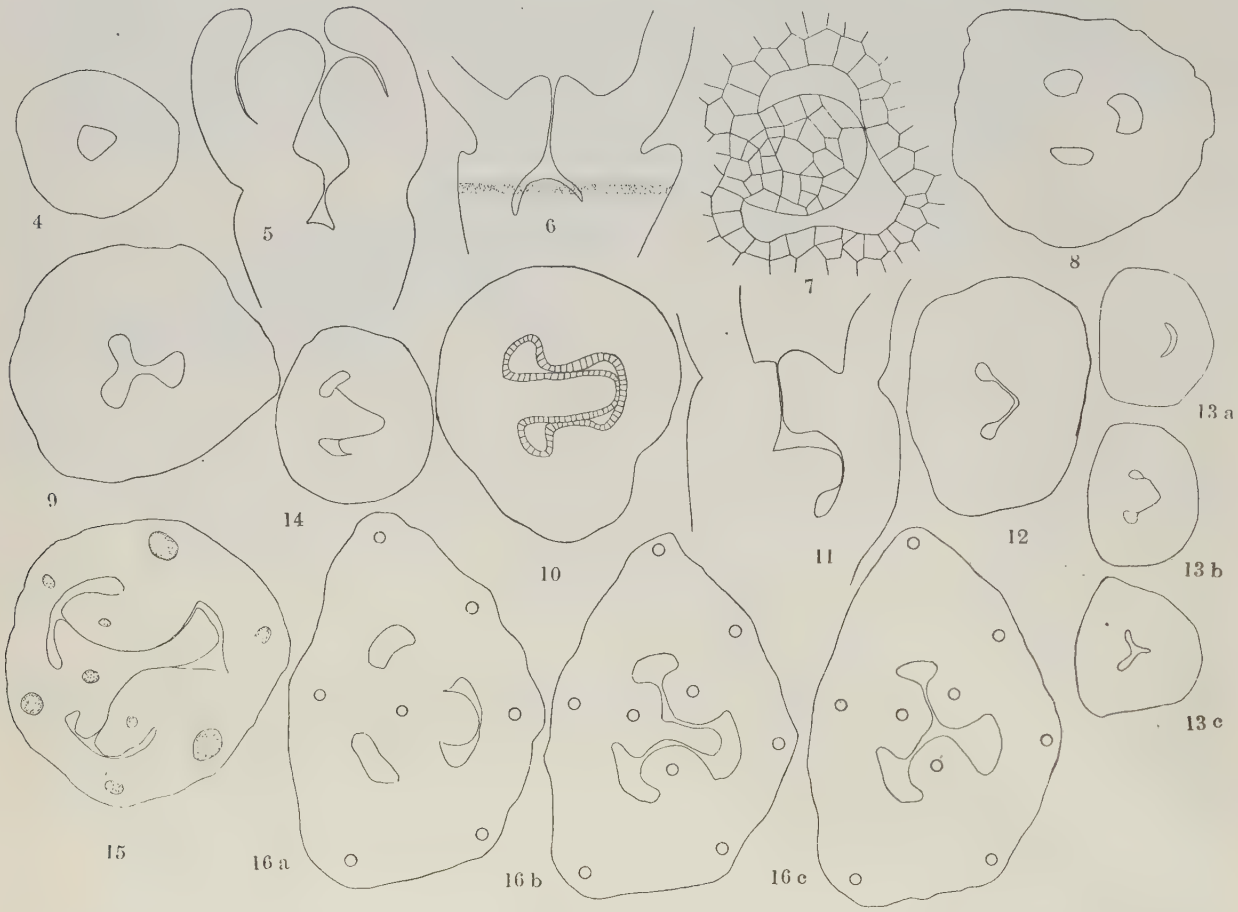


Fig. 4. *Valerianella olitoria.* Querschnitt eines jungen Fruchtknotens. — Fig. 5. *Valerianella eriocarpa.* Längsschnitt einer jungen Blüte. — Fig. 6. *Fedia cornucopiæ.* Längsschnitt eines jungen Fruchtknotens (etwas älteres Stadium als Fig. 5). — Fig. 7. *Valerianella olitoria.* Querschnitt durch einen jungen Fruchtknoten nahe dessen Basis, älteres Stadium als Fig. 4. — Vergr. 900. — Fig. 8. *Fedia cornucopiæ.* Querschnitt durch den unteren Teil eines noch nicht fertigentwickelten Fruchtknotens. — Fig. 9. Querschnitt durch den oberen Teil desselben Fruchtknotens. — Fig. 10—11. *Valerianella olitoria.* Fig. 10. Quer-, Fig. 11. Längsschnitt eines Fruchtknotens mit junger Samenanlage. — Fig. 12—15. *Valerianella rimosa.* Fig. 12. Querschnitt eines jungen Fruchtknotens. — Fig. 13. Drei Querschnitte desselben Fruchtknotens, a: der unterste Teil der Fruchtknotenhöhle, b: die Samenanlage, c: der obere Teil der Fruchtknotenhöhle. — Fig. 14. Querschnitt eines Fruchtknotens in gleicher Höhe wie 13 b, etwas älteres Stadium. — Fig. 15. Querschnitt eines Fruchtknotens gleich vor der Anthese. Gefässbündel punktiert. — Fig. 16. *Fedia cornucopiæ.* Drei Querschnitte eines nicht ganz fertigentwickelten Fruchtknotens. Gefässbündel noch kaum angelegt, ihre Plätze sind durch Kreise angedeutet. — Fig. 4, 5, 10—12. Vergr. 280; Fig. 6—9, 13—16. Vergr. 160.

Der Fruchtknoten besteht also jetzt aus einem unteren, dreifächerigen Teil, dessen Fächer als Vertiefungen des Blütenbodens aufgefasst werden können, und einem oberen, ungefächerten Teil, der sehr kurz ist. In diesem wachsen die Scheidewände von den oben erwähnten Rillen an den Wänden in zentripetaler Richtung bis sie in der Mitte des Hohlraumes zusammentreffen. In einer ziemlich kurzen Region

oberhalb des Insertionspunktes der Samenanlage wird dieser Teil der Fruchtknotenhöhle dadurch in drei Fächer zerlegt, die die unmittelbaren Fortsetzungen derer des unteren Teiles sind. In dem obersten Teil sind die nach innen wachsenden Gewebepartien beträchtlich dicker, und statt Scheidewände zwischen drei Fächern zu bilden, füllen sie den Hohlraum ganz aus. In dieser Weise wird das Dach des Fruchtknotens gebildet. Da die genannten Gewebepartien (sowohl in der unteren Region, wo sie Scheidewände bilden, als auch in der höheren) zusammentreffen, werden sie gegen einander abgeplattet und lassen zwischen sich einen schmalen Kanal, der auf Querschnitten die Form eines dreistrahligen Sterns zeigt. Dieser Kanal bildet die unmittelbare Fortsetzung des Griffelkanales. Die drei Spalten, die zusammen den Kanal bilden, sind ganz gleich, ein etwaiger Grössenunterschied zu Gunsten der Spalte, die dem fertilen Fruchtknotenfach entspricht, ist nicht wahrzunehmen. Nach unten mündet jeder Spalt in ein Fruchtknotenfach.

In diesem Stadium ist der Fruchtknoten der Hauptsache nach fertiggebildet. Er schliesst drei Fächer ein, die nur durch die oben erwähnten Spalten mit einander in Verbindung stehen. Das gegen das β-Vorblatt gekehrte Fach wird beinahe vollständig von der schnell anwachsenden Samenanlage ausgefüllt, nur oberhalb dieser bleibt immer ein kleiner Raum frei. In jedem der beiden übrigen Fächer entstehen an den inneren Wänden in gleicher Höhe mit der fertilen Samenanlage ein bis zwei Höcker. Werden deren zwei entwickelt, so stehen sie zu beiden Seiten der Furche zwischen der Zentralpartie und der Wand gegen das fertile Fach und werden häufig nach unten von einem gemeinsamen Basalteil fortgesetzt. Bisweilen sind einer oder beide sehr klein, derjenige, der dem β-Vorblatt am nächsten steht, ist jedoch im allgemeinen gut entwickelt. Die Gestalt und die Struktur dieser Höcker geben über ihren morphologischen Wert keine Aufschlüsse; aus einem Vergleich mit Arten anderer Gattungen ergiebt sich indessen, dass sie rudimentäre Samenanlagen sind (vgl. den letzten Abschnitt).

Auf dem Gipfel des jungen Fruchtknotens werden gerade über den Scheidewänden drei Höcker gebildet, die später zu den Narbenlappen entwickelt werden. Diese sind somit kommisural. Die Höcker haben einen gemeinsamen Basalteil, der durch starken interkalären Zuwachs den Griffel bildet. Dieser wird anfangs seiner ganzen Länge nach von einem Griffelkanal durchzogen, der, wie oben angedeutet wurde, aus drei sternförmig angeordneten Spalten besteht. Mit der fortschreitenden Entwicklung des Griffels wird der Griffelkanal im unteren Teil geschlossen, sein Platz wird jedoch durch die Anordnung der Zellen angegeben.

Im obersten Teil des Fruchtknotens tritt interkaläres Höhenwachstum ein. Dadurch wird das Gewebe oberhalb der sterilen Fächer dicker, während das fertile Fach nach oben vergrössert wird. Auf der Seite des α-Vorblattes hört dieser Zuwachs bald auf, setzt aber auf der Seite des β-Vorblattes lange fort. In dieser Weise wird hier eine Erhöhung gebildet, die den obersten, parallell zum Vorblatt stark zusammengedrückten Teil des fertilen Faches einschliesst.

Valerianella rimosa. Diese Art weicht in einigen Punkten von der vorigen ab. Die Vertiefung, die die erste Anlage der Fruchtknotenhöhle darstellt, hat anfangs

dieselbe Form wie bei *V. olitoria*, wird aber bald parallell zu den Vorblättern schneller vergrössert als nach den übrigen Richtungen. Sie hat demnach im Querschnitt die Form eines stumpfwinkligen Dreiecks mit einwärts gebuchteten Seiten. Die Zentralpartie beginnt gleich wie bei *V. olitoria* sich über den Boden der Höhle zu heben, wird aber bald von der ganzen Partie zwischen der Zentralpartie und der ganzen dem β-Vorblatt zugekehrten Wand gefolgt. Es wird so ein sichelförmiger Spalt gebildet, der zum fertilen Fruchtknotenfach entwickelt wird. Der Zuwachs ist gleich wie bei *V. olitoria* grösstenteils in einer Zone an der Basis der primären Fruchtknotenhöhle lokalisiert und bewirkt demnach eine Vertiefung des Faches. Bald hört das Längenwachstum an den beiden Stellen auf, die gegen die beiden Seiten der Zentralpartie und gegen die Seite des α-Vorblattes liegen, also ganz genau dort, wo bei *V. olitoria* die sterilen Fächer vorgefunden werden. Es entstehen demnach zwei Vertiefungen, die anfangs mit dem zuerst gebildeten Fach zusammenhängen. Ein Querschnitt, in geeigneter Höhe geführt, zeigt in diesem Stadium eine etwa hufeisenförmige Höhle, die an den beiden Enden ein wenig erweitert ist (Fig. 12). Bald beginnen die Rillen an den Wänden hervorzutreten. Sie erreichen die Zentralpartie, und die Entwicklung verläuft dann wie bei *V. olitoria*. Sowohl Längs- als Querschnitte durch den Fruchtknoten sind jedoch in diesem Stadium oben genannter Art recht ungleich, was vor allem durch die abweichende Entwicklung der fertilen Samenanlage bewirkt wird. Schon ehe die Rillen hervortreten, beginnt der oberste Teil der Zentralpartie stark gegen das β-Vorblatt zu zu wachsen. Es scheint, als ob der Gipfel der Zentralpartie zur Seite gebogen würde und sich zur Samenanlage entwickelte. Die junge Samenanlage füllt sehr früh das Fach beinahe vollständig aus, nur unterhalb derselben bleibt ein kleiner freier Raum (Fig. 13). Etwas später ist der Fruchtknoten dem von *V. olitoria* beinahe völlig gleich, der Unterschied betreffs der Ausdehnung der Fächer nach unten, der anfangs sehr auffallend ist, wird später ausgeglichen. In der Region des Gipfels der Zentralpartie werden jedoch einige Abweichungen gefunden, die aber von keiner prinzipiellen Bedeutung sind. Das fertile Fach ist wenigstens im oberen Teil erheblich enger als bei *V. olitoria* und wird völlig vom Funiculus der Samenanlage ausgefüllt. Deshalb entstehen zwischen ihm und der Zentralpartie einerseits und den obenerwähnten Rillen andererseits grosse Berührungsflächen, und die Rillen, die bei *V. olitoria* ziemlich scharf hervortreten (Fig. 10), sind bei *V. rimosa* mehr diffus, besonders gegen die Seite des fertilen Faches (Fig. 13 b). Die Furchen zu beiden Seiten der Zentralpartie werden infolge dieser Umstände sehr lang (Fig. 14, 15). Wenn die drei Fächer von einander definitiv abgegrenzt sind, strecken sich die beiden sterilen etwas höher als das fertile. Jene beiden werden in ihren oberen Teilen nahezu oder ganz von rudimentären Samenanlagen ausgefüllt. Es finden sich gewöhnlich in jedem Fach deren zwei. *V. rimosa* weicht nach dem oben gesagten in folgenden Punkten von *V. olitoria* ab.

1) Die sterilen Fruchtknotenfächer werden später angelegt.
2) Die fertile Samenanlage wird früher entwickelt.
3) Die sterilen Fächer reichen höher hinauf als das fertile.

Valerianella eriocarpa schliesst sich betreffs der Entwicklung des Fruchtknotens am nächsten an *V. rimosa* an. In jedem der sterilen Fächer wird nur eine rudimentäre Samenanlage entwickelt.

Valerianella coronata hat erheblich grössere rudimentäre Samenanlagen in den sterilen Fächern als *V. eriocarpa.*

Die beiden letzterwähnten Arten weichen betreffs des Baues und der Entwicklung des Fruchtknotens von *V. olitoria* weniger ab als *V. rimosa.* Der letzten kommen sie jedoch am nächsten, was ja auch hinsichtlich ihrer systematischen Stellung innerhalb der Gattung zu erwarten ist (vgl. Krok 1854).

Fedia cornucopiae schliesst sich in den jetzt besprochenen Einzelheiten der *Valerianella olitoria* sehr nahe an. Der grösste Unterschied ist der, dass bei *Fedia* die drei Fruchtknotenfächer sich ziemlich hoch über den Insertionspunkt der fertilen Samenanlage erstrecken.

Nachdem jetzt die Entwicklung und der Bau des Gynäceums der betreffs dieses am wenigsten reduzierten Valerianaceen beschrieben worden sind, dürfte ein Vergleich mit anderen mehrfächerigen aber weniger reduzierten Typen von Fruchtknoten am Platz sein.

Van Tieghem (1871, S. 42—56) hat die mehrfächerigen Fruchtknoten in drei Gruppen eingeteilt. Die Einteilung bezieht sich auf oberständige Fruchtknoten, kann aber meines Erachtens ebenso gut für die unterständigen angewendet werden. Des Vergleichs mit den Valerianaceen wegen werden im folgenden die Fruchtknoten dreifächerig gedacht.

Bei den Fruchtknoten der *ersten* Gruppe Van Tieghems kann man sich vorstellen, die Dreifächerigkeit sei dadurch entstanden, dass aus drei Stellen an der Innenseite des anfangs einfächerigen Fruchtknotens Gewebepartien in zentripetaler Richtung gewachsen seien, bis sie in der Mitte zusammengetroffen seien und in dieser Weise die ursprüngliche Fruchtknotenhöhle in drei Fächer zerlegt haben. In der Zentralsäule dieser Fruchtknoten finden sich drei Spalten oder wenigstens drei Linien, längs denen zwei Epidermisschichten einander gegenüber liegen, oder wie Van Tieghem sagt, die Ränder jedes Fruchtblattes sind längs der ganzen Höhe des Fruchtknotens deutlich sichtbar. Die Spalten (bezw. die Linien) bilden auf Querschnitten einen dreistrahligen Stern, d. h. sämmtliche inneren Flächen des Fruchtknotens werden von einer einheitlichen Epidermisschicht bedeckt. Als Beispiele hierfür können aus dieser Gruppe Liliaceen (hypogyn) und Amaryllidaceen (epigyn) herangezogen werden.

Bei den Fruchtknoten der *dritten* Gruppe ist die Zentralsäule völlig einheitlich, etwaige Grenzen zwischen den Fruchtblättern lassen sich nicht feststellen. Dieser Typus dürfte sehr selten sein, nach Van Tieghem gehört *Citrus* hierher.

Die Fruchtknoten der *zweiten* Gruppe sind im unteren Teil ähnlich denen der dritten, im oberen Teil ähnlich denen der ersten. Dieser Typus ist von den übrigen nicht scharf abgegrenzt, er stellt einen Zwischentypus dar und kann durch die Verkürzung einer der Regionen sich der ersten oder dritten Gruppe nähern.

Der erste Typus kann auch nicht gegen die einfächerigen Fruchtknoten mit parietaler Plazentation scharf abgegrenzt werden. Durch eine allmähliche Verlängerung

der Plazenten eines solchen Fruchtknotens gegen das Zentrum des Fruchtknotenraumes könnte man einen ganz kontinuierlichen Übergang zum ersten Typus bekommen (vgl. z. B. die Cucurbitaceen). Die Grenze bei einer bestimmten Breite der Spalten zu ziehen wird ja ganz willkürlich.

Beim Einteilen eines gegebenen Fruchtknotens in die eine oder die andere Gruppe darf man nicht nach allzu späten Stadien urteilen. Durch sekundäre Verwachsungen und Verschiebungen können die gegen einander liegenden Epidermisschichten undeutlich werden, besonders wo histologische Veränderungen, z. B. die Bildung einer Steinschicht oder eines leitenden Gewebes, eintreten. Oft kann man jedoch auch bei einem hohen Grad von Verwachsung die Grenze zwischen den drei Gewebepartien wahrnehmen, auch wenn die ursprüngliche Anordnung der Epidermiszellen verwischt ist. Ich habe z. B. im oberen Teil des Fruchtknotens von *Valerianella*-Arten in sehr vorgeschrittenen Stadien die Verwachsungslinien durch eine von der Umgebung abweichende Färbung der Zellen angedeutet gefunden. Verfährt man sehr streng beim Einordnen eines Fruchtknotens in eine der Gruppen Van Tieghems, wird die erste Gruppe zu Gunsten der zweiten stark vermindert. Es ist nämlich, wo es sich um einen langen, vielsamigen Fruchtknoten handelt, gewöhnlich, dass die Fächer noch ein wenig unter die Insertionsfläche der untersten Samenanlagen reichen und hier von einem ununterbrochenen Gewebe getrennt sind (vgl. z. B. Van Tieghem 1871, Pl. II, Fig. 58 *Bulbocodium vernum* und Fig. 73, 74 *Tulipa gesneriana*). Vielleicht handelt es sich in diesen Fällen um ein sekundäres Tieferwerden der Fächer.

Der Bau der Fruchtknoten deutet eine verschiedenartige Entwicklung der drei Typen an, und es bleibt jetzt übrig zu untersuchen, ob dies in der Tat der Fall ist. Dies ist indessen deshalb nicht ganz leicht, weil die meisten Arbeiten über die Entstehung und früheste Entwicklung der Blütenteile einer Zeit entstammen, in der die Mikrotomtechnik noch nicht existierte, und es also schwierig war die Vorgänge innerhalb eines beinahe oder ganz geschlossenen Raumes zu untersuchen. Indessen gibt es einige Untersuchungen, die an günstigen Objekten ausgeführt worden sind (vor allem von Payer und Goebel), und ausserdem können komplettierende Angaben aus der späteren Litteratur entnommen werden. In Betreff der ersten Gruppe zeigen die Untersuchungen von Payer (a. a. O.) über hierhergehörige Fruchtknoten (z. B. Liliaceen, Amaryllidaceen, Aristolochiaceen, *Sparrmannia*), dass die Entwicklung in der Tat genau so fortschreitet, wie oben skizziert wurde.

Unter den von Payer untersuchten Fruchtknoten befinden sich viele, die die zweite Gruppe repräsentieren, z. B. *Tilia*, Geraniaceen, Onagraceen, Ericaceen, *Leycesteria*, *Symphoricarpus*, Campanulaceen. Dieser Typus scheint häufiger als der erstgenannte zu sein. Die Entwicklung schreitet auch hier so fort, wie infolge des Baues des Fruchtknotens zu erwarten ist. Der untere Teil des Fruchtknotens ist von Anfang an mehrfächerig, und die Fächer werden als Vertiefungen im Blütenboden angelegt. Der obere Teil wird als einfacher Hohlraum angelegt und wird durch Scheidewände, die von den Wänden hinaus zentripetal wachsen, in Fächer zerlegt. Dieser Typus ist von denjenigen Morphologen

eifrig studiert worden, die die Frage nach dem Anteil des Stammspitzes in der Bildung der mehrfächerigen Fruchtknoten diskutiert haben (z. B. Barcianu, Goebel, Huisgen, Schaefer, Vidal, Van Tieghem). Goebel beschreibt die Entwicklung des Fruchtknotens von *Oenothera*, einem beliebten Objekt der erwähnten Studien, mit folgenden Worten (1887, S. 325): »Es treten alternierend mit den Carpellen im Grunde des Fruchtknotenbechers vier Höcker auf, oder mit andern Worten, es bildet sich vor jedem Fruchtblatt eine Aushöhlung. Sowohl der über dem Blüthenvegetationspunkt gelegene Theil des Fruchtknotenbechers als der unterhalb desselben gelegene wachsen nun in die Höhe. Die Folge davon ist, dass im unteren Theil der Fruchtknoten vierfächerig, im oberen einfächerig ist, dass in letzterem die Placenten von den Vereinigungsstellen der Fruchtblätter aus ins Innere hervorragen, in ersterem die Winkel der Scheidewände, welche durch das mit emporgewachsene Gewebe des Vegetationspunktes vereinigt sind, bekleiden.» Goebels Untersuchung ist von Schaefer (1890) bestätigt worden.

Bei *Citrus* sind die Verhältnisse nicht ganz klar. Nach Van Tieghem sind die Parenchympartien der verschiedenen Fruchtblätter niemals von einander abgegrenzt, und die Fächer des Fruchtknotens sind deshalb während der ganzen Entwicklung von einander getrennt. Payer (1857) giebt indessen an, dass der Fruchtknoten von *Citrus* etwa gleich dem von *Oenothera* entwickelt wird; in diesem Fall muss dann eine sehr vollständige und früh einsetzende Verwachsung im oberen Teil des Fruchtknotens angenommen werden. Wenn die Angabe Van Tieghems zutreffend ist, müssen alle Fruchtknotenfächer als völlig getrennte Vertiefungen in der Blütenachse angelegt werden. Eine für alle Fächer gemeinsame Vertiefung kann kaum nach oben geschlossen werden, ohne dass eine Region entsteht, die allerdings beinahe unbegrenzt kurz gedacht werden kann, die den Bau der ersten Gruppe zeigt.

Fedia und *Valerianella* gehören unzweifelhaft der zweiten Gruppe Van Tieghems an. Wie oben beschrieben wurde, besteht der Fruchtknoten aus einem unteren Teil, der dreifächerig angelegt wird (bei *V. rimosa* liegt eine Modifikation vor), und einem oberen Teil, der anfangs einfächerig ist. Der letztere ist bei den meisten Arten sehr kurz. Der eigentümliche Charakter des Valerianaceen-Fruchtknotens ist grösstenteils bedingt durch die starke Reduktion der Zahl der Samenanlagen und die Insertion derselben gerade an der Grenze der beiden Regionen. In dem fertilen Fach gibt es bekanntlich nur eine einzige Samenanlage, und ihr Funiculus entspringt dem Gipfel der allen drei Fruchtfächern gemeinsamen Zentralsäule. Ich habe oben (wo es sich oft um Stadien gehandelt hat, in denen von einer Zentralsäule nicht gesprochen werden kann) diese »die Zentralpartie» genannt um eine auf einen bestimmten morphologischen Wert hindeutende Bezeichnung zu vermeiden. Ich halte es für wenig mehr als für einen Streit um Worte, wenn darüber diskutiert wird, ob diese Zentralsäule vom Achsenteil der Blüte oder von den verschmolzenen Sohlen der Fruchtblätter gebildet wird. Goebel, der jedoch dem gegenseitigen Verhalten der Blütenachse und der Fruchtblätter grosse Aufmerksamkeit gewidmet hat, giebt in seiner Organographie der Pflanzen (S. 739) zu: »Im übrigen ist die Frage, wieweit die Blütenachse in die

Fruchtknotenbildung mit hineingezogen wird, eigentlich von recht untergeordneter Bedeutung.» Nach der GOEBELschen Auffassung (vgl. seine Darstellung der Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens von *Acer* und *Lobelia* in der Organographie) wäre die Zentralsäule des *Valerianella*-Fruchtknotens als die von Anfang an verschmolzenen Sohlen der Fruchtblätter anzusehen. VIDAL (1903, S. 595) erklärt dagegen kategorisch, dass der Gipfel der Blütenachse bei den Valerianaceen sich oberhalb der Insertion der Samenanlage befinde, und dass »le sommet de l'axe touche le plafond de l'ovaire» (1900, S. 87). Die oben beschriebene Form des Gipfels der Zentralpartie und ihre unmittelbare Verbindung mit der Wand zwischen den sterilen Fächern in einem Niveau, wo die beiden übrigen Wände von ihr durch zwei Furchen getrennt sind und demnach freie Ränder besitzen, kann als dadurch bedingt angesehen werden, dass die Grenze zwischen den beiden Regionen des Fruchtknotens schräg verläuft, und zwar in der Weise, dass die untere Region auf der Seite der sterilen Fächer sich höher erstreckt als auf der Seite des fertilen. Die Figuren 16 a, 16 b und 16 c stellen drei Querschnitte durch einen Fruchtknoten von *Fedia* dar. Die Entwicklung ist so weit fortgeschritten, dass die Scheidewände in der oberen Region eben im Begriff sind zusammenzustossen. Fig. 16 a gehört deutlich der unteren Region, Fig. 16 c der oberen an. Der in 16 b abgebildete Schnitt geht durch den obersten Teil der Zentralpartie. Die Scheidewand zwischen den beiden sterilen Fächern ist hier ganz wie in der unteren Region mit der Zentralsäule fest vereinigt, während die Wände, die das fertile Fach begrenzen, sich ganz wie in der oberen Region verhalten.

Die rudimentären Samenanlagen in den sterilen Fächern stehen an der Grenze zwischen den beiden Regionen. Wenn in einem Fach deren zwei vorhanden sind, stehen sie in gleicher Höhe. Diejenige, die dem α-Vorblatt am nächsten steht, gehört überwiegend der unteren, die andere dagegen der oberen Region an. Die fertile Samenanlage gehört immer ganz der unteren Region an. GOEBEL (1887, S. 328) giebt an, dass die Samenanlagen auf zwei unter drei von den Wänden des anfangs einfächerigen Fruchtknotens zentripetal wachsende Plazenten angelegt werden, und dass sie so gestellt sind, dass beim Zusammentreffen der Plazenten in jedes Fach je eine kommt. Demnach würden nicht nur die rudimentären sondern auch die fertile Samenanlage der oberen Region angehören. Zu dem früher gesagten mag hier hinzugefügt werden, dass ein Querschnitt nie das Aussehen des auf Fig. 15 abgebildeten haben könnte, falls die Entwicklung der Scheidewände und der Samenanlagen sich so vollziehen würde, wie GOEBEL meint. Von den beiden von GOEBEL untersuchten Arten habe ich nur Gelegenheit gehabt, *Valerianella hamata* (= *V. coronata*) zu untersuchen. Wie oben erwähnt wurde, findet sich bei dieser Art in jedem der sterilen Fächer nur eine rudimentäre Samenanlage, die jedoch ziemlich gross ist. Aus der Beschreibung GOEBELS geht hervor, dass er die fertile Samenanlage auf eine der »Plazenten» bezieht, die das fertile Fach begrenzen, nicht auf die dritte, was vielleicht auf Grund solcher Schnitte wie die in den Figuren 10, 14, 15, 16 b abgebildeten nahe läge, trotz den eigentümlichen Konsequenzen betreffs des Baues des Fruchtknotens, die diese Auffassung mit sich bringen würde. GOEBEL gibt ferner an,

dass die Entwicklung der Samenanlagen beginne, ehe die unteren Teile der Fruchtknotenfächer angelegt werden (1887, S. 328). Eine so frühzeitige Anlegung der Samenanlagen dürfte nur ganz ausnahmsweise vorkommen, ich habe nur bei *Valerianella rimosa* etwas ähnliches gefunden (vgl. Fig. 13).

Die eigentümliche, zur Transversalebene symmetrische Stellung der Fruchtblätter der Valerianaceen wurde schon früh bemerkt und beschrieben. Nach EICHLER (1875) ist ursprünglich das unpaare Fruchtblatt nach vorn gerichtet und die endgültige Stellung wird in der Weise erziehlt, dass nur das gegen das β-Vorblatt gerichtete fertil wird und seinen breiten Querdurchmesser parallell der Medianebene stellt, wodurch die sterilen Fächer seitlich gegen das α-Vorblatt verschoben werden.

Diese Auffassung ist später allgemein acceptiert worden. Wie oben dargelegt wurde, haben die Fächer von Anfang an dieselbe Stellung wie später. Die von EICHLER im theoretischen Diagramm (1875, Fig. 147 A, die Gipfelblüte) angenommene Orientierung der Fruchtblätter ist demnach nicht entwicklungsgeschichtlich begründet. WICHURA (1846) ist in seiner ausführlichen Diskussion des Valerianaceen-Diagrammes von der empirisch gefundenen Stellung der Fruchtblätter ausgegangen.

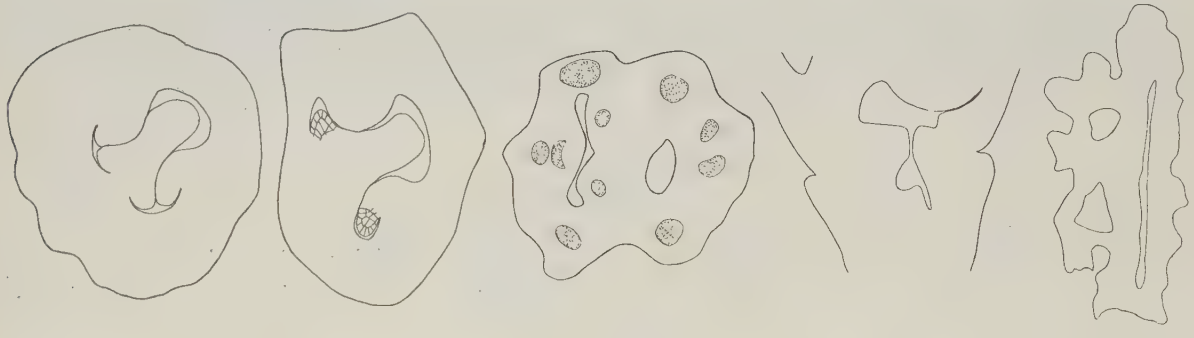
Valeriana.

Die primäre Fruchtknotenhöhle wird in gleicher Weise wie bei *Valerianella* gebildet. Die Zentralpartie beginnt bald sich über den Boden zu erheben, ist aber von Anfang an mit der dem α-Vorblatt zugekehrten Wand fest vereinigt. Es wird demnach eine kleine Höhle gebildet, die ihrer Lage nach dem fertilen Fach der *Valerianella*-Arten entspricht. Von dem obersten Teil der Zentralpartie aus beginnt bald die fertile Samenanlage zu wachsen (vgl. GOEBEL, Organographie S. 745). Durch interkalären Zuwachs in der Zone unterhalb der Samenanlage, wird das Fruchtknotenfach vertieft und die Samenanlage demzufolge emporgehoben. In dem Boden der primären Fruchtknotenhöhle entstehen zwei Furchen, die von dem fertilen Fach bis zu den Stellen verlaufen, wo man sterile Fächer erwarten könnte. Die Furchen sind somit denen homolog, die bei *Valerianella* die Zentralpartie von den beiden das fertile Fach begrenzenden Scheidewänden trennen. Erst wenn die fertile Samenanlage recht gross ist, werden die sterilen Fächer als Erweiterungen der Furchen angelegt. Sie sind nicht tiefer als die Furchen und reichen demnach kaum über den Insertionspunkt der fertilen Samenanlage. Sie werden ganz oder zum grössten Teil von rudimentären Samenanlagen ausgefüllt. Bei *V. officinalis* gibt es meistens in jedem der sterilen Fächer deren zwei, eine jederseits der Furche (Fig. 17). *V. montana* hat in jedem der sterilen Fächer nur eine rudimentäre Samenanlage, die auf der einen oder anderen Seite der Furche liegen kann (Fig. 18).

Im Vergleich mit dem der *Valerianella*-Arten zeigt der Fruchtknoten von *Valeriana* eine weitere Reduktion der sterilen Fächer. Am nächsten schliesst er sich *V. rimosa* an. Denkt man sich bei dieser die Zentralpartie noch fester mit den Innenwänden des Fruchtknotens vereinigt, nicht nur mit der dem α-Vorblatt zuge-

kehrten sondern auch teilweise mit den anderen Wänden, und auch eine spätere Anlegung und geringere Grösse der sterilen Fächer, so wird die Konstitution des *Valeriana*-Fruchtknotens erreicht. Die Übereinstimmung der Fig. 15 (*Valerianella*) und der Fig. 17 (*Valeriana*) ist ja deutlich.

Eine Eigentümlichkeit im oberen Teil des Fruchtknotens mag erwähnt werden. Die Wand zwischen den sterilen Fächern ist schwächer und beginnt später in die Fruchtknotenhöhle hineinzuwachsen als die übrigen beiden. Sie braucht infolge der starken Reduktion der gegen das α-Vorblatt gekehrten Seite nur eine kürzere Strecke als die anderen zu wachsen, um mit diesen gerade über dem Gipfel der Zentralpartie zusammenzustossen. Deshalb können die drei Fächer ziemlich gleichzeitig von einander abgegrenzt werden. Dies ist bei *V. officinalis* der Fall. Bei *V. montana* ist die Entwicklung der Wand zwischen den sterilen Fächern sehr verspätet. Wenn die beiden übrigen Wände schon zusammengetroffen sind, ist oft diese Wand unmittel-



17 18 19 20 21

Fig. 17. *Valeriana officinalis*. Querschnitt eines Fruchtknotens. — Fig. 18. *Valeriana montana*. Querschnitt eines Fruchtknotens mit zwei rudimentären Samenanlagen. — Fig. 19. *Valeriana montana*. Querschnitt eines Fruchtknotens oberhalb der Samenanlage. Gefässbündel punktiert. — Fig. 20. *Centranthus ruber*. Längsschnitt eines jungen Fruchtknotens. — Fig. 21. *Centranthus angustifolius*. Querschnitt durch den oberen Teil eines Fruchtknotens. Herbarmaterial. — Fig. 17, 18, 20, Vergr. 160, Fig. 19, 21, Vergr. 80.

bar oberhalb des Insertionspunktes der fertilen Samenanlage noch kaum wahrnehmbar. Der Fruchtknoten ist deshalb in einem bestimmten Stadium in einer schmalen Zone zweifächerig (Fig. 19). Von den beiden Fächern ist das eine das fertile, das andere besteht aus den vereinigten sterilen.

Ein von den übrigen untersuchten *Valeriana*-Arten abweichender Bau des Fruchtknotens kommt bei *V. saliunca* und *V. dioica* vor. Bei *V. saliunca* sind die sterilen Fächer sehr gross, oft etwa ebenso gross wie das fertile (vgl. VIDAL 1903, Fig. 30: 3). In jedem der sterilen Fächer findet sich eine rudimentäre Samenanlage, die an Grösse diejenigen der übrigen *Valeriana*-Arten weit übertrifft.

Bei *V. dioica* reicht das fertile Fach ziemlich hoch über den Insertionspunkt der Samenanlage hinauf. Oberhalb des Funiculus befinden sich zwei Höcker, die in Bezug auf ihre Stellung an die rudimentären Samenanlagen der sterilen Fächer erinnern. Ihre Grösse ist sehr wechselnd. Sie dürften als rudimentäre Samenanlagen gedeutet werden können.

Aretiastrum.

Im Jahre 1906 wurde von GRAEBNER die Sektion *Aretiastrum* von der Gattung *Valeriana* abgesondert und als selbständige Gattung aufgestellt. Die von GRAEBNER angegebenen Charaktere sind grösstenteils habitueller Art. Über den Bau der Blüten hat er nichts mitgeteilt. In einigen Präparaten von *Aretiastrum sedifolium*, die aus gewöhnlichem Alkoholmaterial[1] hergestellt wurden, ist es mir nicht gelungen, sterile Fächer zu finden, obgleich die Beschaffenheit des Materials genügend gut war um die Entdeckung sehr kleiner und von rudimentären Samenanlagen ganz ausgefüllter Fächer zu erlauben (z. B. sind die Zellen des Eiapparates gut erhalten). *Aretiastrum sedifolium* weicht somit in dieser Hinsicht von sämmtlichen untersuchten *Valeriana*-Arten ab.

Von den übrigen von der Gattung *Valeriana* abgesonderten Gattungen *Phuodendron*, *Phyllactis*, *Stangea* und *Belonanthus* stand mir leider kein Material zur Verfügung.

Centranthus.

Die Bildung der primären Fruchtknotenhöhle vollzieht sich wie bei den vorigen Gattungen. In der Mitte des Bodens der Höhle entsteht ein kleiner Höcker. An dem bald einsetzenden interkalären Wachstum ist das Gewebe des ganzen Bodens beteiligt bis auf einen kleinen Teil zwischen dem genannten Höcker und der dem β-Vorblatt zugekehrten Wand der Höhle. Es entsteht demnach ein Fruchtknotenfach, das immer tiefer wird, während der Höcker scheinbar längs der dem α-Vorblatt zugekehrten Wand nach oben verschoben wird. Der Höcker wird zur Samenanlage. Sterile Fächer werden nicht entwickelt; die Fruchtknotenhöhle wird dadurch geschlossen, dass von den Wänden drei Gewebepartien zentripetal wachsen, die den obersten Teil der Höhle ganz ausfüllen. Es wird dabei ebenso wie bei den oben beschriebenen Gattungen ein im Querschnitt sternförmiger Kanal gebildet. Dieser ist von VIDAL (1900) und GUÉGUEN (1901) beobachtet worden, und deutet neben den drei Narbenlappen die Dreizähligkeit des Gynäceums an. Gleich wie bei *Valerianella olitoria* wird durch ziemlich spät einsetzendes interkaläres Wachstum das Fruchtknotenfach nach oben verlängert.

Aus dem oben gesagten ergiebt sich, dass bei *Centranthus* die Reduktion des Gynäceums noch einen Schritt weiter als bei *Valeriana* gegangen ist. Die Reihe *Valerianella olitoria-Valerianella rimosa-Valeriana-Centranthus* dürfte den Weg andeuten, dem die Reduktion des Gynäceums gefolgt ist. Die Reduktion der Samenanlagen ist jedoch nicht parallell der Reduktion der Fruchtknotenfächer vor sich gegangen (vgl. den letzten Abschnitt).

[1] Von Herrn Prof. Dr. C. SKOTTSBERG auf den Falkland-Inseln im Jahre 1907 gesammelt.

Die obigen Angaben über *Centranthus* beziehen sich auf *C. macrosiphon* und *C. ruber*, die einzigen Arten, von denen mir geeignetes Material zur Verfügung stand. In der Litteratur liegen indessen sehr verschiedenartige Angaben über das Vorkommen von sterilen Fruchtknotenfächern bei *Centranthus*-Arten vor.

SCHNIZLEIN hat in seiner Bearbeitung der Valerianaceen in Genera plantarum Floræ Germanicæ (1849) *C. angustifolius* abgebildet und hebt das Vorkommen von sterilen Fächern hervor (Tafel *Centranthus*, Figuren 15, 16). BUCHENAU (1854, S. 111) kritisiert SCHNIZLEIN und weist darauf hin, dass der Querschnitt, Fig. 16, in einem Niveau geführt worden ist, in welches das Fach, das auf dem Längsschnitt (Fig. 15) abgebildet ist, sich nicht erstreckt. Dies geht deutlich daraus hervor, dass der Querschnitt die Cotyledonen getroffen hat, während das sterile Fach nach der Fig. 15 nicht einmal das Niveau der Plumula erreicht. Aus einem Vergleich mit *Valeriana* ergiebt sich auch, dass die Hohlräume auf der Fig. 16 SCHNIZLEINS kaum sterile Fruchtfächer sein können. BUCHENAU erklärt, dass sie Luftkanäle seien, und von dem auf der Fig. 15 abgebildeten sterilen Fach sagt er, es sei ein Teil des grossen Faches, der von einer Membran sekundär von demselben abgetrennt werde. Von den von BUCHENAU und SCHNIZLEIN untersuchten Arten hat mir leider nur Herbarmaterial zur Verfügung gestanden und dieses hat sich als sehr schlecht erwiesen; weder nach Alkali- noch nach Milchsäurebehandlung habe ich verwendbare Präparate bekommen. Ich habe jedoch einige Einzelheiten beobachtet, die neben Vergleich mit *C. ruber* und *C. macrosiphon* das Verstehen der Angaben SCHNIZLEINS und BUCHENAUS erleichtern. Zuerst mag darauf hingewiesen werden, dass die genannten Verfasser mit verschiedenen Arten gearbeitet haben; SCHNIZLEIN mit *C. angustifolius* und BUCHENAU mit *C. calcitrapa*, die mit *C. macrosiphon* nahe verwandt ist.[1]

Bei *C. angustifolius* finden sich im obersten Teil des Fruchtknotens zwei Hohlräume vor, wo man sterile Fächer erwarten könnte (Fig. 21), also dort wo SCHNIZLEIN in der Fig. 15 angiebt. Zwar ist es mir nicht gelungen, rudimentäre Samenanlagen zu finden, ich kann aber keinen Grund finden, sie als etwas anderes als Fruchtknotenfächer zu deuten. Meine Präparate von *Centranthus calcitrapa* sind leider sehr schlecht; irgend eine Andeutung eines besonderen Faches im obersten Teil des Fruchtknotens habe ich weder bei dieser noch bei einer anderen Art gefunden. Ein Gegenstück der Hohlräume, die SCHNIZLEIN auf seiner Figur 16 abgebildet hat und die BUCHENAU für Luftkanäle hält, ist es mir nicht gelungen bei irgend einer Art zu finden. Die oben erwähnten Hohlräume bei *C. angustifolius* erstrecken sich nicht so weit nach unten. Wahrscheinlich hat SCHNIZLEIN einen Fruchtknoten gefunden, an dem die Furchen zwischen den beiden äussersten Rillen jeder Hälfte des Fruchtknotens sehr tief waren und die Rillen sich ausserdem gegen einander eng anlehnten, und hat den innersten, erweiterten Teil der Furche für ein Fruchtknotenfach gehalten. Diese Möglichkeit wird von BUCHENAU (1854, S. 111) in einer Fussnote angedeutet, und

[1] Nach freundlicher Mitteilung von Herrn Obergärtner ÖRTENDAHL sind die *Centranthus*-Arten in botanischen Gärten häufig unrichtig bestimmt, wenigstens nach distribuierten Samen zu urteilen. Es dürfte demnach nicht ausgeschlossen sein, dass einige ältere Angaben sich in der Tat auf eine andere Art als die angegebene beziehen.

a. a. O. bezweifelt derselbe Verfasser, dass die »leeren Fächer» der Valerianaceen wahre Fruchtknotenfächer seien und vermutet, dass sie durch sekundär von der Fruchtknotenwand herausgewachsene und zusammenstossende Gewebepartien gebildet werden. Diese Vermutung ist von FAMILLER (1896) unter Hinweis auf GOEBELS oben zitierte Untersuchung von *Valerianella sphaerocarpa* und *V. hamata* abgelehnt worden, und durch die oben gelieferte Schilderung der Entwicklung des Fruchtknotens bei den *Valerianella*-Arten dürfte endgültig erwiesen worden sein, dass es sich hier um wahre Fruchtknotenfächer handelt, die in einigen Fällen sogar (z. B. bei *Fedia* und bei *Valerianella olitoria*) ebenso früh wie das fertile Fach angelegt werden.

Der Bau des Fruchtknotens von *Centranthus ruber* wurde später von VIDAL (1900) eingehend erörtert. Er giebt an, dass sterile Fächer normal vorkommen und beschreibt einen Fall, wo eines der sterilen Fächer ebenso gross wie das fertile war und eine rudimentäre aber deutlich erkennbare Samenanlage enthielt. Er hat aber auch Blumen gefunden, deren Fruchtknoten sterile Fächer entbehrten. Ich habe eine grosse Anzahl Querschnittserien von Fruchtknoten von *Centranthus ruber* untersucht ohne irgend welche Spuren von sterilen Fächern zu finden und glaube deshalb, dass VIDAL zufällig Material von Exemplaren gesammelt hat, deren Fruchtknoten einen abweichenden Bau hatten.

Dass bei einfächerigen Fruchtknoten, die als durch Reduktion von mehrfächerigen entstanden aufzufassen sind, mehr oder weniger deutliche rudimentäre Fächer bisweilen auftreten können, wird ja nicht selten beobachtet (vgl. z. B. die Untersuchung JUELS (1915) über *Parinarium*, die in dem dreizähligen Griffel und dem einzigen Fruchtknotenfach Analogien mit den Valerianaceen zeigt). In einer späteren Arbeit (1903) scheint VIDAL seine Meinung etwas verändert zu haben, er schreibt nämlich (S. 594): »quelquefois ces deux épidermes, un peu écartés, délimitent de petites cavités ovariennes rudimentaires.» Bei *Centranthus calcitrapa*, *C. elatus*, *C. nervosus* und *C. nevadensis*, von welchen ich Herbarmaterial untersucht habe, habe ich ebenso wenig wie bei *C. ruber* und *C. macrosiphon* irgend welche Spuren von sterilen Fruchtknotenfächern finden können. CHATIN (1872, S. 23) giebt an, dass er bei *Centranthus* (bei welcher Art wird nicht genannt) zwei sehr kleine leere Fächer gefunden habe.[1] FAMILLER (1896, S. 160) erklärt ausdrücklich, dass die Form des Griffelkanales die Anwesenheit von drei Fruchtblättern deutlich zeige aber dass im Fruchtknoten keine Spur von sterilen Fächern zu finden sei. Die Frage nach dem Vorkommen von sterilen Fächern bei den *Centranthus*-Arten ist, wie aus dem oben gesagten ersichtlich ist, einer erneuerten Untersuchung bedürftig, die an gut konserviertem Material von mehreren sicher bestimmten Arten vorzunehmen ist.

Gefässbündelverlauf im Gynäceum.

Centranthus. Der Gefässbündelverlauf in der *Centranthus*-Blüte ist von VIDAL (1900, S. 69; 1903, S. 594) beschrieben worden. Im unteren Teil des Fruchtknotens

[1] S. 41 in derselben Arbeit schreibt er jedoch: »Le *Centranthus* n'a jamais qu'une loge.»

finden sich 7 Gefässbündel, von denen 6 in einem Kreis angeordnet sind. Von diesen liegt eines mitten an der ebenen, dem β-Vorblatt zugekehrten Seite des Fruchtknotens. Von den übrigen fünf liegt jedes in einer der fünf Rillen auf der dem α-Vorblatt zugekehrten Seite. Dass siebente liegt zwischen dem Fruchtknotenfach und dem mittleren unter den fünf eben genannten Gefässbündeln. Am Insertionspunkt der Samenanlage wird es in vier Bündel aufgeteilt, von denen eines und zwar das grösste, in den Funiculus der Samenanlage eintritt, während sich die drei übrigen nach oben in den Griffel fortsetzen. Unmittelbar unterhalb des Teilungspunktes hat das Gefässbündel die Form eines Ringes, der ein parenchymatisches Gewebe einschliesst, dessen Zellen ziemlich klein sind. Dieser Ring wird in vier Gefässbündel zerlegt, die etwa gleichzeitig von einander frei werden. VIDAL (1903, Fig. 25) stellt in seinen Figuren die Verzweigung des betreffenden Gefässbündels so dar, dass das Bündel der Samenanlage zuerst isoliert werde und der Rest etwas später in drei weitere Bündel geteilt werde. Im Text wird jedoch hierüber nichts erwähnt, und ich habe nie eine Andeutung dieser Verzweigungsart beobachtet. Unter den drei Gefässbündeln, die sich in den Griffel fortsetzen, ist eines oft erheblich schwächer als die anderen und endet schon im untersten Teil des Griffels, weshalb im oberen (und gewöhnlich dem grösseren) Teil des Griffels nur zwei Gefässbündel vorhanden sind. Die drei Narbenlappen sind jedoch immer deutlich. Die sechs in einem Kreis angeordneten Gefässbündel innervieren die Krone und den Staubfaden.

Valerianella. In der unteren Region des Fruchtknotens verlaufen gleich wie bei *Centranthus* 7 Gefässbündel. Von diesen liegen 6 perifer in einem Kreise. Infolge der weniger weit vorgeschrittenen Reduktion der sterilen Seite des Fruchtknotens werden die Abstände zwischen ihnen annähernd gleich gross. Das siebente verläuft in der Mittelsäule. Unterhalb des Insertionspunktes der Samenanlage wird es in zwei Bündel geteilt, von denen eines im Querschnitt bogenförmig ist und die konkave Seite gegen das fertile Fach wendet, während das andere einen kreisförmigen Umriss hat und an der konkaven Seite des ersten liegt. Bei den einzelnen Arten sind die Einzelheiten der Form der Gefässbündel etwas verschieden; die am meisten ausgeprägte Bogenform des Querschnittes habe ich bei *V. olitoria* gefunden, wo das eine Gefässbündel einen halben Hohlzylinder bildet. In diesem Bündel sind drei Hadrompartien im allgemeinen deutlich zu sehen. Um diesen werden die übrigen Elemente gesammelt, wodurch dieses Gefässbündel in drei zerlegt wird, die durch die Scheidewände der oberen Region des Fruchtknotens in den Griffel hinein verlaufen. Im allgemeinen sind alle drei bis zu den Narbenlappen deutlich.

Valeriana. HENSLOW (1891, S. 183) beschreibt den Gefässbündelverlauf in der Blüte von *Valeriana officinalis* mit folgenden Worten: »The pedicel has six cords symmetrically arranged; but they become unsymmetrical in the wall of the inferior ovary. On arriving at the summit two of them branch; these two branches, together with one of the original cords, enter the style, which terminates with three stigmas. Three of the other cords branch for the three stamens. The corolla has five of the original number.»

Henslow hat demnach bei dieser Art einen Gefässbündelverlauf gefunden, der von dem oben bei *Centranthus* und *Valerianella* beschriebenen völlig verschieden ist. Eine Untersuchung von *Valeriana officinalis* und *V. montana* hat indessen gezeigt, dass die Gefässbündel sich prinzipiell ganz ähnlich wie bei den genannten Gattungen verhalten. Ein Querschnitt durch den unteren Teil des Fruchtknotens stimmt betreffs der Anordnung der Gefässbündel mit *Centranthus* überein. In dem Niveau der sterilen Fruchtfächer sind die Gefässbündel gleich wie bei *Valerianella* geordnet. Die vier gegen den Griffel und die Samenanlage verlaufenden werden jedoch ein wenig früher als bei dieser Gattung getrennt. Sie werden wie bei *Centranthus* gleichzeitig von einander frei. Betreffend den Bau der Gefässbündel mag hervorgehoben werden, dass dasjenige, das in die Samenanlage eintritt, hadrozentrisch ist. Die übrigen sind sehr klein und besitzen nur 1—4 Gefässe, die erst spät deutlich verholzte Wände bekommen. Besonders unmittelbar oberhalb des Insertionspunktes der Samenanlage werden die Gefässbündel spät entwickelt, oft befinden sie sich während der Anthese noch im Stadium der Procambiumstränge. Dieser Teil des Fruchtknotens erreicht ja auch am spätesten seine definitive Form.

Die sechs periferen Gefässbündel sind bei *Valeriana* ebensowenig wie bei *Valerianella* und *Centranthus* an der Innervation des Griffels beteiligt. Im obersten Teil des Fruchtknotens gehen von ihnen Zweige in den Pappus. Jedes der beiden Gefässbündel in der Mitte der Aussenwand der beiden sterilen Fächer wird in zwei Bündel geteilt. Es entstehen so acht Gefässbündel, die in die Kronenröhre eintreten und auf die drei Staubfäden und die fünf Kronenzipfel verteilt werden.

Vidal (1903, S. 595) schreibt über den Gefässbündelverlauf der Valerianaceen: ».... les faisceaux marginaux, seuls importants, seuls sont individualisés: l'un va à l'ovule et les 3 autres au style.» Er rechnet also mit vier marginalen, d. h. den Rändern der Fruchtblätter angehörigen Gefässbündeln, was ja bei einem trimeren Fruchtknoten eigentümlich scheint. Man möchte ja sechs oder, durch paarweises Verschmelzen benachbarter Gefässbündel drei erwarten. Ich kann im Gefässbündelverlauf keinen Grund finden, der zur Annahme von vier marginalen Bündeln nötigt. Ich möchte die Morphologie des Gefässbündelsystemes in folgender Weise auffassen. Im unteren und grösseren Teil des Fruchtknotens sind die drei plazentalen (oder sechs marginalen) Gefässbündel zu einem einzigen vereinigt. An dem Insertionspunkt der Samenanlage (also an der Grenze zwischen den beiden Regionen des Fruchtknotens) wird ein Zweig für die Samenanlage abgegeben. Da es keine Samenanlagen mehr gibt, hat das Gefässbündel somit seine Aufgabe als Plazentenbündel erfüllt. Gleichzeitig mit oder (bei *Valerianella*) etwas nach dieser Verzweigung wird das Gefässbündel in drei zerlegt, die durch die Scheidewände (bei *Centranthus* liegt infolge des Mangels an sterilen Fächern eine Modifikation vor) sich in den Griffel hinein fortsetzen. Diese Bündel können als die paarweise verschmolzenen marginalen Bündel der drei Fruchtblätter betrachtet werden. Das eigentümlichste Verhalten der Gefässbündel ist, dass die marginalen Bündel die Innervation des Griffels besorgen und dass die Bündel der Fruchtknotenwand nicht in Verbindung mit denen des Griffels stehen. Ein solcher Gefässbündelverlauf ist meines Wissens früher nur bei *Citrus*

(Van Tieghem 1871) und einigen Caprifoliaceen (*Leycesteria*, Vidal 1897; *Lonicera*, *Weigelia* und *Symphoricarpus*, Vidal 1900) beobachtet worden. Die Caprifoliaceen erinnern betreffs des Baues des Gynäceums stark an die Valerianaceeen, besonders gilt dies für *Symphoricarpus*. Bei dieser Gattung hat der Fruchtknoten zwei fertile Fächer, jedes mit *einer* Samenanlage, und zwei sterile, jedes mit *zwei* reduzierten Samenanlagen; alle Samenanlagen sind an der Grenze zwischen den beiden Regionen des Fruchtknotens inseriert, jedoch gehören die fertilen entschieden der unteren Region an (Vidal 1900, Fig. 11, XI—XIV und Pl. III: 23). Es dürfte ein Zusammenhang bestehen zwischen dem erwähnten eigenartigen Gefässbündelverlauf und dem Vorkommen von Kommisuralnarben, wenigstens dort, wo es sich um einen unterständigen Fruchtknoten handelt. *Citrus* hat oberständigen Fruchtknoten und denselben Gefässbündelverlauf wie die Valerianaceen und Caprifoliaceen; die Narben sind indessen dorsal (vgl. Van Tieghem 1871, S. 55).

Die früheste Entwicklung und Orientierung der Samenanlage.

Wie oben erwähnt wurde, wird die fertile Samenanlage als ein Höcker auf dem obersten Teil der Zentralsäule des Fruchtknotens (*Valerianella*, *Fedia*, *Valeriana*), entwickelt, bezw. der Partie der Wand des durch Reduktion einfächerigen Fruchtknotens, die der Zentralsäule entspricht (*Centranthus*). An der Bildung der Samenanlage ist eine Gewebepartie, die sich unter mehreren Epidermiszellen erstreckt, beteiligt, weshalb die in das Fruchtknotenfach hineinragende junge Samenanlage ziemlich dick ist (Fig. 10, 11, 13 b etc.). Sie wächst anfangs in horizontaler Richtung, stösst aber bald auf die Innenfläche der äusseren Fruchtknotenwand, verändert dabei ihre Zuwachsrichtung und biegt nach unten um. Die Umbiegung geht bis zur vertikalen Richtung nach unten und noch weiter in apotroper Richtung. Bald beginnt indessen der Gipfel der Samenanlage aus der Ebene, in der die Umbiegung bis jetzt stattgefunden hat, abzuweichen. Dieses dürfte teils davon abhängen, dass die Umbiegung sich tatsächlich in einer anderen Ebene vollzieht, wohl aber auch von einer Drehung im basalen Teil der Samenanlage. Die Umbiegung dauert an, bis der Gipfel aufwärts gerichtet ist und während ihrer letzten Phasen wird die Samenanlage in Funiculus, Chalaza und Nuzellus differenziert, und das Integument beginnt auszuwachsen. Die Drehung in der Horizontalebene erreicht schliesslich den Wert 90°, weshalb die Raphe der fertigen Samenanlage lateral wird. Diese eigentümliche Orientierung der Samenanlage scheint innerhalb der Reihe *Rubiales* häufig vorzukommen. Zuerst dürfte sie von C. Müller (1884) bei *Sambucus australis* und *S. nigra* beobachtet worden sein; später hat Fritsch sie bei *Adoxa* abgebildet, jedoch ohne sie im Texte zu erwähnen (Fritsch 1891 II, Fig. 58 G., vgl. auch Lagerberg 1909, S. 10. — Fritschs Abbildung von *Sambucus australis* (1891 I, Fig. 51), die besser als seine *Adoxa*-Figur die laterale Raphe zeigt, ist nach Müllers Figur in Flora Brasiliensis kopiiert). Ferner ist sie von Vidal bei *Viburnum*, *Lonicera* und *Symphoricarpus* (1900, Fig. 10, 11, 13) beobachtet worden, und endlich hat Van Tieghem (1908 I) angegeben,

dass sie für die ganze Familie *Caprifoliaceae* (im weitesten Sinne) charakteristisch ist. Bei den Valerianaceen ist sie zuerst von VIDAL (1903) und später von VAN TIEGHEM (1908 II) beobachtet worden, und dass sie bei den Dipsaceen vorkommt, geht aus der Fig. 16 bei VIDAL (1900) hervor. LAGERBERG (1909) hat den Verlauf der Drehung bei *Adoxa* eingehend beschrieben und verschiedene Stadien der Umbiegung abgebildet. Obgleich der Hauptsache nach übereinstimmend, sind jedoch *Adoxa* und die Valerianaceen betreffs der Drehung der Samenanlagen in einem nicht unwichtigen Detail verschieden. Bei *Adoxa* (und ebenso bei *Sambucus* nach LAGERBERG 1909, S. 72) ist die Mikropyle »niemals in dem Winkel zwischen Funiculus und Placenta verborgen sondern ist frei lateralwärts gerichtet.» Bei den Valerianaceen macht der ziemlich lange Funiculus eine Biegung seitwärts, wodurch der Nuzellus unter seinen basalen Teil eingezogen wird. Man findet häufig während der letzten Stadien der Umbiegung den vom Integument noch nicht bedeckten Nuzellus dicht an den proximalen Teil des Funiculus angedrückt (Fig. 27, 29). Wenn das Integument herauswächst, kommt die Mikropyle unter den Funiculus zu liegen (Fig. 28, 43). Beim Verlauf der Umbiegung werden Variationen häufig angetroffen. Eine beginnende Abweichung von der rein apotropen Umbiegungsrichtung ist oft (z. B. bei *Centranthus*) schon, wenn der Gipfel noch nach unten gerichtet ist, zu beobachten. Andererseits kann die seitliche Verbiegung erheblich verspätet werden. Bisweilen werden vollständig umgebogene Samenanlagen angetroffen, bei denen die Mittellinie des Nuzellus, die Raphe und ein grosser Teil des Gefässbündels im Funiculus in einer Ebene liegen. Bei befruchtungsreifen Samenanlagen ist jedoch die Raphe immer lateral und die Mikropyle unter den Funiculus eingezogen, nur bei *Patrinia rupestris* habe ich bisweilen Samenanlagen gefunden, deren Mikropyle etwas zur Seite des Funiculus sich befand (vgl. *Adoxa*). Bei *Centranthus macrosiphon* habe ich einen auffallenden Unterschied zwischen verschiedenen Blüten beobachtet. In dem Stadium, in dem der Gipfel der Samenanlage nach unten gerichtet ist, biegt bei einigen Blumen die Samenanlage dicht an dem Insertionspunkt nach unten ab und füllt das Fruchtknotenfach beinahe völlig aus. Bei anderen Blumen besteht die Samenanlage aus einem proximalen horizontalen und einem distalen vertikalen Teil und lässt einen ziemlich grossen Teil des Faches frei.

Die Samenanlagen der Valerianaceen besitzen nach dem oben gesagten diejenige Orientierung, die zuerst von MÜLLER bei *Sambucus australis* gefunden wurde und von ihm mit dem Terminus pleurotrop bezeichnet wurde. Die Orientierung dieser Samenanlagen, sowie die der übrigen oben erwähnten *Rubiales*-Gattungen ist meines Erachtens von den apotropen (im Sinne AGARDHS, 1858, S. LXXIV) nicht prinzipiell verschieden. Bei den Valerianaceen ist ja die Mikropyle gleich wie bei völlig typisch apotropen hängenden Samenanlagen unter dem Funiculus gelegen. Wenn man sich vorstellt, dass eine hängende typisch apotrope Samenanlage in der Horizontalebene um den Insertionspunkt um 90° gedreht werde, würde die Orientierung der Valerianaceen-Samenanlage erzielt werden. Bei den *Sambucus*-Arten, *Adoxa*, etc. wird zwar die Mikropyle nicht unter dem Funiculus verborgen, aber die Organisation der Samenanlagen und vor allem der Verlauf der Umdrehung (vgl.

LAGERBERG a. a. O.) erinnert stark an die Valerianaceen. Obgleich die seitliche Verschiebung des Nuzellusscheitels bisweilen sehr frühzeitig beginnt, ist sie jedoch gegenüber der Umbiegung in der Sagittalebene sekundär, vgl. besonders die oben erwähnten Fälle, wo die genannte seitliche Verschiebung erst nach beinahe vollendeter apotroper Umbiegung einsetzt. MÜLLER war auch der Meinung, dass die Pleurotropie der Samenanlagen von *Sambucus australis* als eine Modifikation der Apotropie anzusehen sei. Er sagt nämlich (1884, S. 193): »Das hängende apotrope Ovulum .... wird gleichsam pleurotrop» und (1885, S. 333—336): ».... ovulus anatropis apotropis», »ovula anatropa, nunc in loculis solitaria et ab apice ex angulo interiori pendula, nunc ∞ biserialia, raphe dorsali, deinde sæpius torsione laterali.»

Es gibt auch Samenanlagen, die eine laterale Raphe besitzen und die in der Transversalebene umgebogen sind. Für solche, die ja weder apotrop noch epitrop genannt werden können, ist auch die Bezeichnung pleurotrop gebraucht worden. Es herrscht aber bezüglich der betreffenden Terminologie eine grosse Verwirrung, in die es sehr schwierig sein dürfte Ordnung zu bringen.

Nuzellus und Archesporium.

Schon in einem frühen Stadium der Entwicklung der Samenanlage beginnt eine Zelle oder am häufigsten eine Gruppe von Zellen in dem Gipfel der Samenanlage ein von den umgebenden Zellen abweichendes Aussehen anzunehmen. Anfangs weichen sie von den umgebenden nur durch ihre Grösse und durch etwas grössere Kerne ab. Bei *Centranthus macrosiphon* kann man, wenn der Gipfel der Samenanlage nach unten gerichtet ist, eine Gruppe von 2—5 Zellen beobachten, die sich vergrössert haben, und zwar auf Kosten der umgebenden, von denen einige schon in diesem Stadium die für degenerierende Zellen charakteristische, kräftige Hämatoxylinfärbung zeigen (Fig. 22). Während der weiteren Umbiegung der Samenanlage fahren 1—3 subepidermale Zellen fort sich zu vergrössern und können bald als Archesporzellen bezeichnet werden. Zellen der tieferen Schichten, die begonnen haben sich zu vergrössern, bleiben bald hinter den subepidermalen zurück und heben sich später gegen das sterile Gewebe der Samenanlage nicht ab. Bisweilen werden jedoch in ziemlich alten Samenanlagen unterhalb der Embryosackmutterzelle derartige potentielle Archesporzellen angetroffen, die erheblich grösser als die umgebenden Zellen und eher ärmer als reicher an Plasma als diese sind (vgl. Fig. 26, wo jedoch der Unterschied aussergewöhnlich gross ist). Die Archesporzellen bilden somit eine subepidermale Kalotte in dem Gipfel der Samenanlage. Meistens liegt eine in deren Mittellinie. Diese wird auf Kosten der übrigen entwickelt und übertrifft an Grösse alle anderen Zellen der Samenanlage. Bisweilen sind zwei Zellen in gleichem Mass bevorzugt und konkurrieren einige Zeit mit einander.

Bei *Valerianella olitoria* tritt bereits ehe die Samenanlage angefangen hat, sich nach unten zu biegen, eine Archesporzelle deutlich hervor (Fig. 23). Im allgemeinen ist nur eine vorhanden, und mehr als zwei kommen jedenfalls nur selten vor.

Die *Valeriana*-Arten schliessen sich am nächsten der *Centranthus* an. Bei *V. officinalis* wird jedoch gewöhnlich nur eine Archesporzelle angelegt, während bei

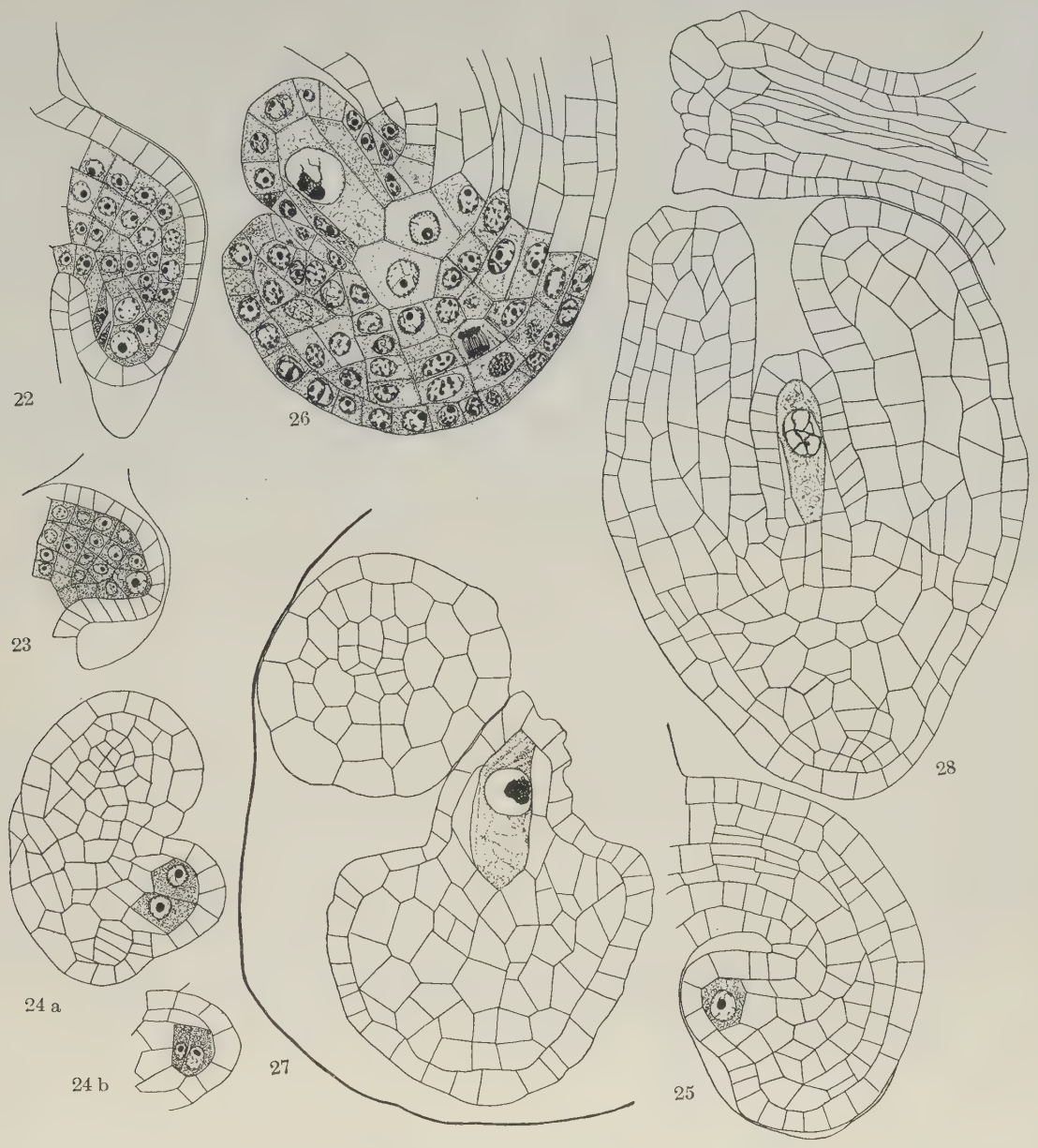


Fig. 22. *Centranthus macrosiphon.* Junge Samenanlage. — Fig. 23. *Valerianella olitoria.* Junge Samenanlage. — Fig. 24 a, b. *Centranthus macrosiphon.* Samenanlage mit vier Archesporzellen. — Fig. 25. *Centranthus macrosiphon.* Beinahe vollständig umgebogene Samenanlage. — Fig. 26. *Valeriana officinalis.* Samenanlage mit Embryosackmutterzelle und potentiellen Archesporzellen. — Fig. 27. *Valeriana phu.* Samenanlage, deren Nuzellus gegen den Funiculus gepresst ist. Kern der Embryosackmutterzelle in Synapsis. Fig. 28. *Centranthus macrosiphon.* Samenanlage, Kern der Embryosackmutterzelle in Spirem. — Fig. 22—28. Vergr. 480.

V. montana überzählige Archesporzellen sehr häufig vorkommen. In Fig. 26 ist ein Sagittalschnitt durch eine Samenanlage abgebildet, in der zwei andere subepidermale Zellen lange etwa gleich stark wie die Archesporzelle gewachsen sind und erst spät an Grösse hinter dieser zurückgeblieben sind. Ausserdem haben vier Zellen (von

denen nur zwei im abgebildeten Schnitt liegen) einer tieferen Schicht eine beträchtliche Grösse erreicht. Diese sind auffallend arm an Zytoplasma. Es scheint, als ob sie der ursprünglichen Archesporanlage angehört und gleichzeitig mit den subepidermalen zu wachsen begonnen hätten, aber nicht die zur Vermehrung ihrer Plasmamenge nötige Nahrung hätten bekommen können. Ähnliche, obgleich selten so ausgeprägte Bilder sind mir manchmal in den Präparaten begegnet, sie können deshalb kaum als pathologische Veränderungen erklärt werden. Dies umsoweniger, als die abgebildete Samenanlage im übrigen ein ganz gewöhnliches Aussehen hatte. In diesem Fall hätte die Archesporanlage somit aus sieben Zellen bestanden.

Diejenige Archesporzelle, die weiter entwickelt wird, wird wie bei den allermeisten Sympetalen[1] direkt, d. h. ohne Schichtzellen abzutrennen, zur Embryosackmutterzelle. Diese wird schnell vergrössert, buchtet die Epidermis aus, und in den Zellen derselben treten antikline Teilungen auf. Es wird so ein Nuzellus gebildet, der ausser der Epidermis nur aus der Embryosackmutterzelle, oder aus dieser und einer bis zwei anderen Archesporzellen besteht. Die letzterwähnten bleiben im allgemeinen in ihrer Entwicklung weit hinter der Embryosackmutterzelle zurück, nur bei *Valeriana montana* habe ich in ihren Kernen heterotypische Prophasenstadien beobachtet. Bei dieser Art habe ich bisweilen zwei Tetraden in demselben Nuzellus beobachtet. Trotz der deutlichen Tendenz zur Ausbildung von mehreren Archesporzellen kommen somit überzählige Tetraden oder Embryosäcke nicht häufiger vor, als bei den meisten embryologisch untersuchten Pflanzen.

Der Nuzellus ist gegen das Chalazagewebe nicht scharf abgegrenzt. In den früheren Stadien (Fig. 26, 27) reicht die Embryosackmutterzelle unterhalb des Niveaus, das durch die obere Grenze des auswachsenden Integumentes gebildet wird, und wird an dem unteren Ende von Zellen des Chalazagewebes umgeben. Später kommt die ganze Embryosackmutterzelle oberhalb des Insertionsniveaus des Integumentes zu liegen. Wo Zellen der dritten Schicht als Archesporzellen ausgebildet werden, bleiben sie immer in das Chalazagewebe eingesenkt.

GUIGNARD (1893, S. 304) giebt an, dass bei *Valeriana officinalis* die Embryosackmutterzelle etwa zwei drittel des Nuzellus einnehme, und bildet einen Nuzellus ab (Fig. 154), wo unterhalb der Embryosackmutterzelle wenigstens zwei Zellen oberhalb des Insertionsniveaus des Integumentes liegen. Ich habe ein solches Verhalten bei den *Valeriana-*, *Valerianella-* und *Centranthus*-Arten niemals beobachtet. Wahrscheinlich hat der Schnitt, den GUIGNARD abgebildet hat, etwas schräg getroffen, was auch dadurch angedeutet wird, dass der Nuzellus oben breiter als unten erscheint. *Patrinia rupestris* scheint sich in der erwähnten Hinsicht anders als die übrigen unter-

[1] Die einzigen sympetalen Gattungen, von denen die bestimmte Angabe vorliegt, dass Schichtzellen gebildet werden, dürften *Convolvulus* und *Cuscuta* sein (PETERS 1907). Ich habe diese Angabe bezüglich *Cuscuta lupuliformis* bestätigt. (Diese Art ist von PETERS nicht untersucht worden). Betreffend einige wenige Familien (z. B. *Sapotaceae, Styracaceae* und einige *Tubiflorae*-Familien) fehlt eine Angabe in dieser Hinsicht. Es ist jedoch nicht wahrscheinlich, dass sie sich anders verhalten als ihre nächsten Verwandten, die in dieser Hinsicht untersucht worden sind. (Bei *Diospyros virginiana* wird nach Miss HAGUE (1911) »no parietal cell» gebildet, und innerhalb der *Tubiflorae*-Reihe sind Schichtzellen nicht bekannt).

Es dürfte in diesem Zusammenhang angemessen sein zu erwähnen, dass ich bei *Viburnum opulus* die Bildung einer Schichtzelle beobachtet habe.

suchten Arten zu verhalten. Bei dieser Art ist nämlich der Nuzellus länger als gewöhnlich und enthält 1—3 zentrale Zellen unterhalb des Embryosackes.

In den Fällen, wo nur eine Zelle zur Archesporzelle entwickelt wird, wird die Samenanlage unbestreitbar typisch tenuinuzellat. Werden zwei oder mehrere subepidermale Zellen vergrössert und an der Bildung des Nuzellus beteiligt, wird die definitive Embryosackmutterzelle seitlich von der Epidermis durch eine Zellenschicht getrennt (mehr als eine Schicht habe ich nie beobachtet). Die Zellen dieser Schicht bleiben, wie oben erwähnt wurde, bald an Grösse hinter der Embryosackmutterzelle zurück und werden oft den vegetativen Zellen der Samenanlage sehr ähnlich, wodurch die Nuzelluswand mehrschichtig erscheint.

Die Bezeichnungen *tenuinuzellat* und *crassinuzellat* wurden bekanntlich in die embryologische Terminologie von Van Tieghem eingeführt, der sie in folgender Weise definiert (1898, S. 198): »Tantôt, en effet, le nucelle est gros, persistant jusqu'après la formation de l'œuf, à endosperme[1] plus ou moins profondément enfoncé; tantôt il est mince, ordinairement réduit sous l'épiderme à une seule file de cellules, et totalement digéré par l'endosperme bien avant la formation de l'œuf. Dans le premier cas, l'ovule peut être dit crassinucellé, dans le second ténuinucellé». Die tenuinuzellate Samenanlage wird somit nach Van Tieghem dadurch charakterisiert, dass der Nuzellus

1) aus nur einer Zellenreihe und der Epidermis besteht,

2) vor der Bildung der Eizelle vom Embryosack verdrängt wird.

Betreffend den ersten Satz mag darauf hingewiesen werden, dass die Zellenreihe oft wie bei den Valerianaceen nur aus der Embryosackmutterzelle besteht. Hält man an diesem Satz streng fest, darf man Samenanlagen mit mehrzelligem Archespor, z. B. die von Palm (1913) beschriebenen Samenanlagen von *Aster Pattersoni* und *Chrysanthemum leucanthemum*[2] nicht tenuinuzellat nennen, was mir absurd scheint.

In einer späteren Arbeit (1901) hat Van Tieghem auf den zweiten Satz das grösste Gewicht gelegt und gleichzeitig die Bezeichnungen *ténuinucellé* und *crassinucellé* durch *transpariété* und *perpariété* ersetzt.

Ich muss dies für wenig angemessen halten. Die Degeneration des Nuzellus ist ein Prozess, der einige Zeit dauert, und auch kann es schwierig sein zu entscheiden, wann der Nuzellus als »totalément digéré» anzusehen ist. Deutliche Reste des Nuzellus werden bisweilen in typischen tenuinuzellaten Samenanlagen mit befruchtungsreifen Embryosäcken angetroffen (z. B. bei *Fedia*) und andererseits kann der Nuzellus in crassinuzellaten Samenanlagen schon vor der Befruchtung oberhalb und zu den Seiten des Embryosackes völlig aufgelöst sein (z. B. bei *Linum usitatissimum*, vgl. Van Tieghem 1901, Jönsson 1880, Guignard 1893). Die Grenze zwischen *perpariété* und *transpariété* ist somit ziemlich diffus. Indessen ist in dem von Van Tieghem für die crassinuzellaten Samenanlagen angegebenen Charakter »endosperme plus ou moins enfoncé» eine Möglichkeit zur scharfen Umgrenzung der beiden Typen von Samenanlagen angedeutet. Die Archesporzelle ist ja immer subepidermal, dem-

[1] = Embryosack.

[2] Betreffs dieser vgl. auch Jönsson 1880.

nach kann der Embryosack niemals in anderer Weise in den Nuzellus eingesenkt (d. h. von der Epidermis des Nuzellus-Scheitels durch eine oder mehrere Zellenschichten getrennt) werden als durch die Bildung von Schichtzellen. Gerade das Vorhandensein oder das Fehlen von Schichtzellen möchte ich als den wesentlichen Unterschied zwischen den crassinuzellaten und den tenuinuzellaten Samenanlagen hervorheben. Da diese Umgrenzung der beiden Typen in der ersten Definition VAN TIEGHEMS angedeutet ist, halte ich es nicht für notwendig, die ursprünglichen VAN TIEGHEMschen Bezeichnungen zu ändern. Dies umsoweniger, als VAN TIEGHEM selbst, als er einen anderen Teil derselben Definition zur Unterscheidung der beiden Typen benutzte, deren Namen änderte. Mit der oben vorgeschlagenen Begrenzung bekommt der Begriff tenuinuzellat die Bedeutung, in welcher er in der modernen embryologischen Litteratur gebraucht wird. Dem Fehlen von Schichtzellen folgt immer eine starke Reduktion des Nuzellusgewebes, so dass im allgemeinen — wenigstens im oberen und grösseren Teil des Nuzellus — die Embryosackmutterzelle unmittelbar an die Epidermis grenzt. Es wird eben um einen solchen Bau des Nuzellus zu bezeichnen, der Ausdruck tenuinuzellat allgemein gebraucht. Fragliche Fälle kommen zwar bisweilen vor; wenn dem Vorkommen von Schichtzellen entscheidende Bedeutung zugemessen wird, können sie immer in der einen oder anderen Kategorie untergebracht werden.

Ein solcher Fall liegt in den von LLOYD (1899, 1902) beschriebenen Samenanlagen der Coffeoideen vor. Bei diesen bleibt der Zuwachs der Epidermis über dem jungen Archespor aus, weshalb ein Nuzellus im eigentlichen Sinne nicht gebildet wird. Durch die Abwesenheit von Schichtzellen stellt sich die Samenanlage jedoch als tenuinuzellat heraus. Der Nuzellus ist hier bis auf einige Epidermiszellen reduziert (vgl. LLOYDS Figuren I: 5, 6, V: 2, 3, VII: 3, 10). Das Auswandern der definitiven Embryosackmutterzelle in die Mikropyle dürfte durch die starke Reduktion des Nuzellus bedingt sein.

Ein anderes instruktives Beispiel wird von *Adoxa* (LAGERBERG 1909) geliefert. Bei dieser Pflanze besteht der Nuzellus nur aus der Embryosackmutterzelle und der Epidermis, aber trotzdem bleibt er bis zum Beginn der Endospermbildung völlig gesund, und sogar wenn bereits acht Endospermzellen gebildet worden sind, finden sich im Nuzellusscheitel noch gesunde Zellen. Nach dem ersten Satz der Definition VAN TIEGHEMS wäre die Samenanlage von *Adoxa* tenuinuzellat, nach dem anderen crassinuzellat. Das Fehlen von Schichtzellen bewirkt, dass sie als tenuinuzellat anzusehen ist. — Ähnlich wie *Adoxa* verhält sich nach ERNST und SCHMID (1909) *Rafflesia Patma*.

WARMING (1913) wendet statt *tenuinuzellat* und *crassinuzellat* die von der Morphologie der Pteridophyten entliehenen Bezeichnungen *leptosporangiat* und *eusporangiat* an. Bei den leptosporangiaten Farnen werden von der tetraëdrischen Archesporzelle vier Zellen abgetrennt, die zu Tapetenzellen werden. Da nach dem oben gesagten gerade das Fehlen irgend welcher von der Archesporzelle abgetrennten Zellen für tenuinuzellate Samenanlagen charakteristisch ist, dürften die von WARMING vorgeschlagenen Termini keinen Vorzug vor den VAN TIEGHEMschen haben.

Die Entwicklung des Embryosackes vor der Befruchtung.

Über die Entwicklung und den Bau des Embryosackes der Valerianaceen ist sehr wenig bekannt. Die spärlichen Angaben, die sich in der Litteratur vorfinden, sind sehr summarisch und nicht immer ganz zutreffend.

Hofmeister (1858) hat die Verdrängung des Nuzellus durch den Embryosack bei *Valerianella olitoria* und *Centranthus ruber* beobachtet. Seine Angaben über den Embryosack sind sehr kurzgefasst und von keinen Figuren begleitet.

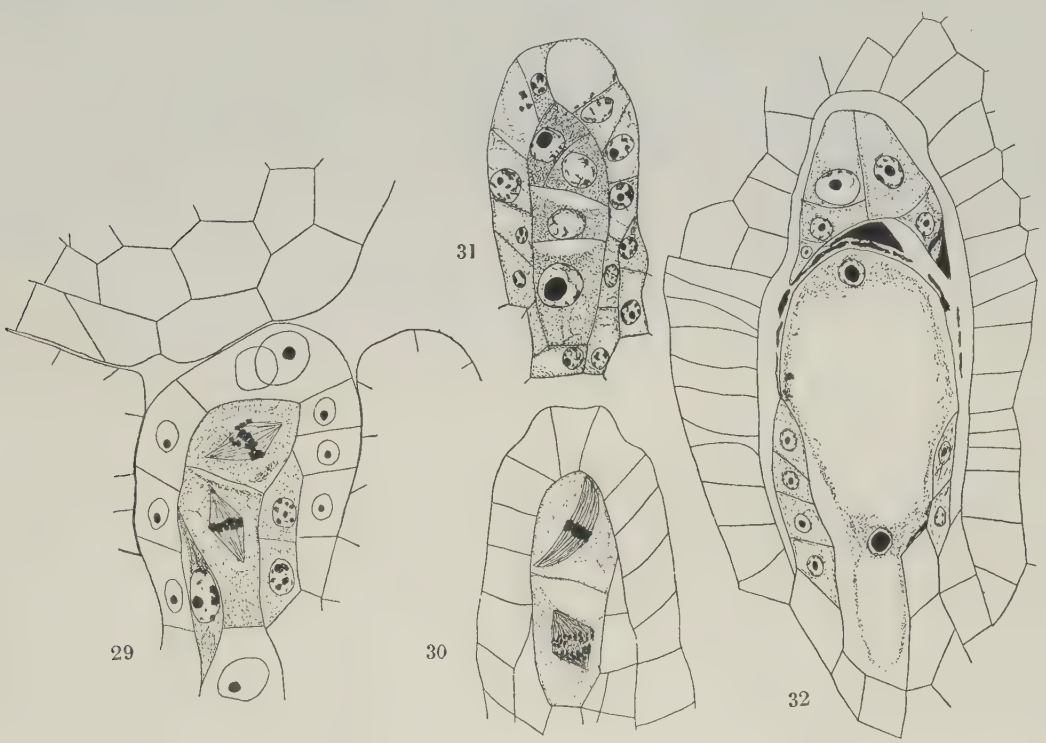


Fig. 29. *Valeriana montana.* Samenanlage, homotypische Teilung. — Fig. 30. *Centranthus macrosiphon.* Nuzellus, homotypische Teilung. In der unteren Spindel können 16+16 Chromosomen gezählt werden. — Fig. 31. *Valeriana officinalis.* Nuzellus mit Tetrade. — Fig. 32. *Valeriana alliariifolia.* Zweikerniger Embryosack. Nuzellus an der Basis und der Spitze gesund, an den Seiten degeneriert, die oberen Tetradenzellen degeneriert. — Fig. 29, 31, Vergr. 480, Fig. 30, 32. Vergr. 900.

Vesque (1878) hat *Valerianella pumila* und *Centranthus ruber* untersucht. Seine Angaben, die sich nur auf die Antipoden beziehen, sind kaum zutreffend und von seiner Meinung, dass der Embryosack aus mehreren Tetradenzellen (»cellules mères spéciales») gebildet werde, ganz abhängig.

Jönsson (1881) hat gefunden, dass die Entwicklung des Embryosackes von *Valeriana officinalis* beinahe vollständig mit der von *Ixora barbata* übereinstimmt, und bei dieser Art hat er festgestellt, dass der Embryosack aus der untersten von vier Tetradenzellen entwickelt wird. Betreffend *Valeriana* werden jedoch keine Einzelheiten mitgeteilt.

Vidal (1903) hat eine im wesentlichen richtige, jedoch ziemlich stark schematisierte Abbildung des Embryosackes von *Valeriana officinalis* mitgeteilt; über seine Entwicklung wird jedoch nichts erwähnt.

Etwa zur Zeit, in der die Umbiegung der Samenanlage so weit fortgeschritten ist, dass der Nuzellus eine horizontale Lage erreicht hat, können die ersten Stadien der heterotypischen Prophase im Kern der Embryosackmutterzelle beobachtet werden. Schon während der Nuzellus noch in dieser Lage verharrt, wird oft ein fertiges Synapsisstadium beobachtet, und dieses dauert oft noch an, wenn die Umbiegung beendet ist. Unter den folgenden Stadien dauert keines annähernd gleich lang. Nach der Frequenz der verschiedenen Stadien in den Präparaten zu urteilen, dauert das Spiremstadium ziemlich lange, während die Diakinese auffallend schnell vorübergeht. Die heterotypische Spindel liegt im allgemeinen ein wenig oberhalb der Mitte der Embryosackmutterzelle. Gleich nach dieser Teilung wird eine Wand gebildet, die oft schräg über die Embryosackmutterzelle verläuft, besonders ist dies der Fall bei *Centranthus*, *Patrinia* und *Fedia*. Die Orientierung der homotypischen Spindel ist sehr unregelmässig. Die Wand zwischen den beiden unteren Tetradenzellen ist beinahe immer wenigstens annähernd senkrecht zur Längsachse des Nuzellus orientiert, die Wand zwischen den beiden oberen Tetradenzellen ist fast immer schräg. Eine vertikale Lage derselben habe ich nicht beobachtet. Die vier Kerne in der Tetrade liegen selten in derselben Ebene; die Fig. 31 zeigt eine Tetrade von *Valeriana officinalis*, wo dies annähernd der Fall ist. Während der Tetradenteilung wird der Nuzellus grösser. Es treten jedoch in der Epidermis keine Teilungen ein, und die anfangs plasmareichen Zellen derselben werden immer mehr arm an Plasma (vgl. Fig. 26 und 31). Die unterste Tetradenzelle wird immer zum Embryosack. Der Embryosack der Valerianaceen folgt somit dem sog. Normaltypus (Palm 1915).

Schon vor der ersten Kernteilung im Embryosack beginnen die Zellen zwischen der Epidermis und den Tetradenzellen zu degenerieren. Sie sind im allgemeinen sehr plasmareich, und ihre Überbleibsel stellen in hämatoxylingefärbten Präparaten ziemlich grosse, intensiv dunkelgefärbte Körper dar. Die Teilung des primären Embryosackkerns findet meistens mitten in der Zelle oder etwas höher statt. Die Tochterkerne wandern nach den Enden des Embryosackes, und zwischen ihnen wird eine Vakuole gebildet. Der zweikernige Embryosack ist am weitesten in der Nähe des abgerundeten oberen Endes. Das untere Ende ist mehr oder weniger zugespitzt und zeigt oft einen taschenähnlichen Teil, der von einer Vakuole eingenommen wird (Fig. 32, vgl. Palm 1915, Fig. 2 a, 16 c.). Der untere Kern liegt in der Plasmabrücke unmittelbar oberhalb dieser Tasche. Besonders bei *Fedia* habe ich diese Tasche in dem betreffenden Stadium deutlich hervortretend gefunden, bei *Valerianella olitoria* (die einzige Art der Gattung, bei welcher ich dieses Stadium gesehen habe) und den *Valeriana*-Arten (*alliariifolia*, *officinalis*, *phu*), ist sie meistens deutlich. Bei *Centranthus* wird der Embryosack ziemlich kontinuierlich nach unten verschmälert; auch bei den Arten dieser Gattung findet sich aber unterhalb des unteren Kernes eine Vakuole.

Während des Zweikernstadiums beginnen die drei oberen Tetradenzellen und

der Nuzellus zu degenerieren. Je nachdem der Embryosack wächst, wird seine obere Wand nach oben gebuchtet, wodurch die zweitunterste Tetradenzelle zusammengedrückt wird. Sie wird dadurch sichelförmig und degeneriert bald. Die beiden oberen Tetradenzellen bleiben während des grössten Teiles des Zweikernstadiums gesund; nur bei *Centranthus macrosiphon* habe ich einmal beobachtet, dass sie früher als die zweitunterste degenerierten.

Eine bemerkenswerte Abweichung von den übrigen untersuchten Arten habe ich bei *Valeriana phu* gefunden. Bei dieser erreicht neben der untersten auch die zweite und nicht selten sogar die dritte Makrospore das Zweikernstadium. Nur die unterste zeigt Längenwachstum; die oberen sind meistens breiter als lang. Ihre Kerne haben keine regelmässige Orientierung, meistens liegen sie neben einander. *Valeriana phu* zeigt in dieser Hinsicht grosse Übereinstimmung mit der neuerdings von Afzelius (1919) beschriebenen *Gloriosa virescens*. Die Entwicklungstendenz der oberen Makrosporen ist jedoch nicht gleich stark wie bei dieser. Eine Konkurrenz mit dem Embryosack seitens einer der übrigen Makrosporen habe ich bei *Valeriana phu* ebenso wenig wie bei irgend einer anderen Art beobachtet. Die Entwicklung der untersten Tetradenzelle zum Embryosack scheint bei den Valerianaceen eine ausnahmslose Regel zu sein (vgl. Palm 1915, S. 113 etc.).

Die Degeneration der Zellen der Nuzellusepidermis beginnt an den Seiten des Nuzellus und schreitet nach oben und unten fort. Da, wie oben erwähnt wurde, die Epidermiszellen plasmaarm sind, lassen sie nach der Degeneration ziemlich unbedeutende Reste zurück, die hauptsächlich den Kernen entstammen. Sie können somit auch nachdem alle Spuren der Zellenstruktur verloren gegangen sind, von den Resten der Tetradenzellen und der subepidermalen Nuzelluszellen unterschieden werden. Ehe die zweite Kernteilung im Embryosack eintritt, ist bei *Centranthus* der Nuzellus meistens völlig degeneriert, bei *Valeriana* und *Valerianella* sind einige Zellen des Gipfels und der Basis noch gesund. Bei *Fedia* habe ich die Zellen des Nuzellusscheitels bis zu dem Achtkernstadium gesund gefunden (vgl. oben S. 29).

Im Vierkernstadium liegen die Kerne der beiden Kernpaare meistens neben einander, die unteren jedoch bisweilen über einander. Die folgende Entwicklung des Embryosackes bis zur Zellbildung verläuft sehr schnell, die betreffenden Stadien sind in den Präparaten sehr selten. Das Stadium der dritten Teilung (Fig. 33) und das der acht freien Kerne (Fig. 34) habe ich je einmal gefunden (bezw. bei *Valeriana officinalis* und *Centranthus ruber*).

Während der Teilungen im Embryosack bleibt die Verteilung des Protoplasmas gleich wie im Zweikernstadium, und die Plasmamenge wird nicht vermehrt. Der achtkernige Embryosack ist deshalb ziemlich plasmaarm und sein grösster Teil wird von der zentralen Vakuole eingenommen. Die Zellbildung tritt etwa gleichzeitig in beiden Enden ein, bisweilen (z. B. bei *Centranthus ruber* und *Valeriana alliariifolia*) ein wenig früher im chalazalen Ende. Bei *Valeriana alliariifolia* habe ich die drei Antipodenkerne in einer gemeinsamen Plasmamasse ohne irgend welche Zellgrenzen eingebettet gefunden. Diese Plasmamasse war nach oben deutlich abgegrenzt, jedoch war in dem mikropylären Ende keine Andeutung irgend welcher Zellgrenzen

zu sehen. Die Zellen des Eiapparates scheinen gleichzeitig von einander und von der Zentralzelle abgegrenzt zu werden. Ihre Bildung dürfte demnach in ganz derselben Weise vor sich gehen wie von LAGERBERG (1909, S. 37, 38) bei *Adoxa* und von FRISENDAHL (1912, S. 37) bei *Myricaria* beobachtet worden ist. MOTTIER (1898, S. 40) giebt an, dass bei *Lilium martagon* die Eizelle etwas später von der Zentralzelle abgegrenzt wird als die Zellen des Eiapparates von einander. Die Zellbildung würde hier also in der entgegengesetzten Richtung wie im Antipodenapparat von *Valeriana alliariifolia* vor sich gehen. Ob derartigen Verschiedenheiten betreffs der Zellenbildung irgend eine Bedeutung beizumessen ist, ist schwierig zu entscheiden, weil hiervon sehr wenig Material vorliegt. Die Stadien zwischen der dritten Teilung und der vollendeten Zellenbildung dürften weniger beachtet worden sein, als sie es verdienen. Wahrscheinlich ist es bei den meisten Pflanzen wie bei den Valerianaceen schwierig, Präparate in diesen Stadien zu erhalten.

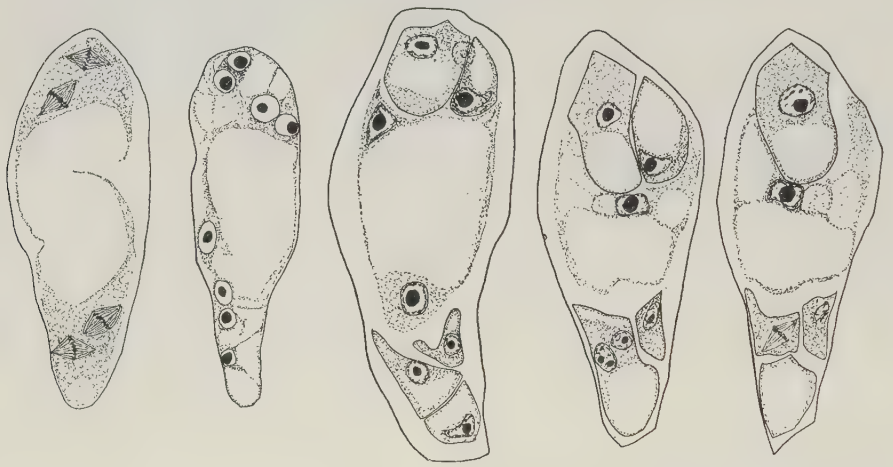


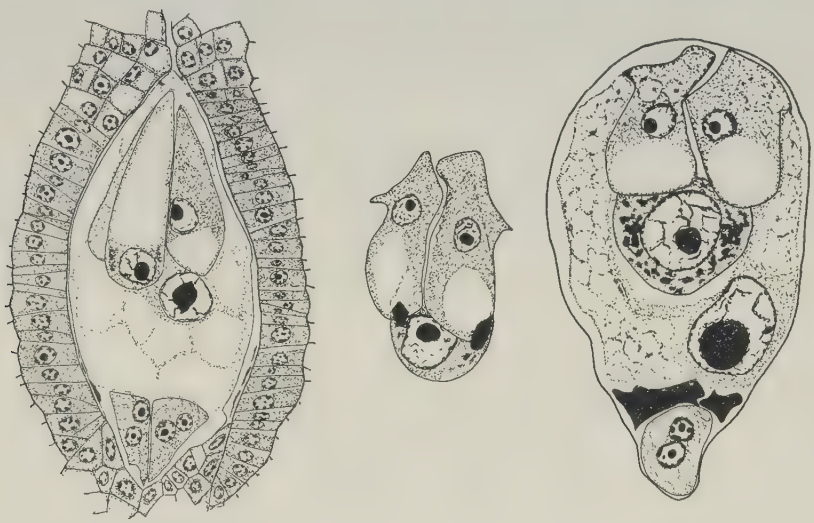
Fig. 33. *Valeriana officinalis*. Die dritte Teilung im Embryosack. — Fig. 34. *Centranthus ruber*. Achtkerniger Embryosack. — Fig. 35 *Valeriana officinalis*. Junger Embryosack. — Fig. 36 a, b. *Valeriana officinalis*. Embryosack mit neben einander gelagerten Polkernen, der Kern einer Antipode in Teilung begriffen. — Fig. 33—36. Vergr. 480.

Nachdem die Zellenbildung vollendet ist, liegen wie gewöhnlich im oberen Ende des Embryosackes die Zellen des Eiapparates und der obere Polkern, im unteren drei Antipoden und der untere Polkern.

Die Synergiden. Gleich nach ihrer Bildung sind die Synergiden kleine, isodiametrische Zellen mit dichtem Plasma ohne Vakuolen und zentral gelagertem Kern. Bald wird unterhalb des Kernes eine Vakuole gebildet, und die Zelle fängt an besonders in der Längsrichtung schnell zu wachsen. Die jungen Synergiden haben meistens eine eckige Form (Fig. 35), die dadurch hervorgerufen wird, dass sie gegen einander, die Eizelle und die Wand des Embryosackes, abgeplattet sind. Während des Wachstums der Synergiden werden die anfangs meistens wenig auffallenden Ecken immer mehr sichtbar und werden schliesslich zu scharf markierten Leisten, die sich um einen grösseren oder kleineren Teil der Zelle erstrecken. Nicht selten werden sie so stark entwickelt, dass die Synergide im Längsschnitt aus einem oberen

kegelförmigen und einem unteren birnenähnlichen Teil zusammengesetzt erscheint. Der Kern und die Vakuole liegen immer im unteren Teil.

Eine solche Synergidenform wurde zum ersten Mal von STRASBURGER (1885) bei *Santalum album* beschrieben. Bei dieser Pflanze ist die Wand des Embryosackes oberhalb der Synergiden resorbiert, an ihren Seiten dagegen stark verdickt und ausserdem mit einer nach innen vorspringenden Leiste versehen, die dicht unterhalb der Leiste gegen die Synergiden stösst. Die Leiste dürfte demnach in diesem Falle von der Struktur der Embryosackwand bedingt sein. Miss PACE (1912, S. 312) erklärt die Entstehung der Synergidenleiste so, dass der obere Teil der Synergide sich über den Rand der Embryosackwand hervorwölbt. Aus den Figuren STRASBURGERS (1885, Fig. 1 a, 3 a, etc.) ist indessen ersichtlich, dass die Wand des Embryosackes eine Strecke oberhalb der Leiste noch erhalten ist. In der eben zitierten



37 39 38

Fig. 37. *Centranthus macrosiphon.* Embryosack. — Fig. 38. *Valeriana officinalis.* Embryosack. — Fig. 39. *Valeriana officinalis.* Eiapparat. — Fig. 37—39. Vergr. 480.

Arbeit beschreibt Miss PACE die Synergiden und ihre Entwicklung bei *Parnassia palustris*, *Drosera rotundifolia* und *Saxifraga crassifolia* und hebt dabei das Vorkommen von deutlichen Leisten an den Synergiden dieser Arten hervor. Aus ihren Figuren geht hervor, dass die Leisten gleich wie bei den Valerianaceen aus anfangs wenig hervortretenden Ecken an den jungen Synergiden entwickelt werden. STRASBURGER und Miss PACE dürften die einzigen Verfasser sein, die die betreffende Synergidenform beschrieben haben. Miss PACE hat darauf hingewiesen, dass NAWASCHIN (1909, Tafel 8, Fig. 8—10) ähnliche Synergiden von *Helianthus annuus* abgebildet hat. Bei *Helianthus* ist gleich wie bei *Santalum* die Wand des Embryosackes oberhalb der Synergiden aufgelöst (a. a. O., S. 463), aber entbehrt der nach innen vorspringenden Leiste. Bei *Parnassia*, *Drosera rotundifolia* und *Saxifraga crassifolia* kommen keine Wandverdickungen vor. Neuerdings hat KRATZER (1918) bei *Cucurbita pepo* und *Luffa aegyptiaca* wohlentwickelte und bei *Benincasa cerifera* etwas kleinere

Leisten an den Synergiden abgebildet (a. a. O., S. 281, Fig. 6), aber erwähnt sie nicht im Text.

Bei allen genannten, von STRASBURGER, Miss PACE und KRATZER untersuchten Arten, die Leisten an den Synergiden besitzen, sind diese mit Fadenapparaten versehen. Bei *Santalum* ist der Fadenapparat wohl entwickelt und erfüllt die oberen Teile der Synergiden ganz. Die Fäden zeigen nach STRASBURGER Zellulosereaktion. Bei *Parnassia* ist der Fadenapparat nicht gleich stark entwickelt wie bei *Santalum*, erfüllt aber den oberen Teil der Synergide vollständig und besteht nach Miss PACE aus Zellulosefäden (wie dies konstatiert wurde, wird jedoch nicht erwähnt). Bei *Saxifraga crassifolia* (PACE 1912, Fig. 81) ist er sehr deutlich aber erreicht die Leiste bei weitem nicht. Bei *Drosera rotundifolia* (PACE 1912, Fig. 94) ist er ziemlich schwach entwickelt. Bei *Helianthus* kommt laut der Figur 8 NAWASCHINS (1909) ein Fadenapparat vor. Er erstreckt sich hier bis weit unterhalb der Leiste, scheint aber nicht besonders gut entwickelt zu sein. Bei den von KRATZER untersuchten Cucurbitaceen findet sich ein wohl ausgebildeter Fadenapparat, der nach den Figuren zu urteilen sich etwa bis zur Leiste erstreckt.

Irgend ein Zusammenhang zwischen dem Vorkommen einer Leiste und dem eines Fadenapparates scheint nach dem oben erwähnten nicht zu bestehen. Dies wird durch die Verhältnisse bei den Valerianaceen bestätigt. Ich habe nämlich bei keiner Art irgend eine Andeutung eines Fadenapparates gefunden. Andererseits finden sich bei einigen Pflanzen sehr gut entwickelte Fadenapparate, ohne dass Spuren von Leisten an den Synergiden zu sehen sind, z. B. bei *Romulea* (FERRARIS 1902, Fig. 13, 14, 24), *Thalictrum purpurascens* (OVERTON 1902, Pl. XIII, Fig. 11), *Polygonum divaricatum* (SRASBURGER 1879, Tafel III, Fig. 19) und *Hydrostachys imbricatus* (PALM 1915, Fig. 12 d).

FRISENDAHL (1912, S. 41) hat gefunden, dass bei *Myricaria* die Ausbildung eines Fadenapparates von der Form der Synergiden abhängig ist. Während die stark zugespitzten Synergiden einen solchen besitzen, fehlt er bei den stumpfen. Die Form des obersten Endes der Synergiden ist bei den Valerianaceen ebenso variabel wie bei *Myricaria;* ein Fadenapparat wird indessen nie ausgebildet.

Die Synergidenleisten haben sicherlich keine Funktion, ihre Bildung dürfte auf rein mechanische Ursachen zurückzuführen sein. Wie oben erwähnt wurde, finden sie sich dort, wo die Synergiden nicht mehr durch eine Plasmaschicht von der Embryosackwand getrennt sind. Dieselbe Beobachtung hat Miss PACE an *Parnassia* gemacht und auch bei *Cucurbita pepo* und *Benincasa cerifera* scheinen die Verhältnisse ähnlich zu sein (KRATZER 1918, S. 281, Fig. 8).

Bisweilen kommt es vor, dass das Plasma des Embryosackes sich bis zu dessen Scheitel erstreckt, so dass die Synergiden längs ihrer ganzen Aussenflächen von der Wand des Embryosackes durch eine Plasmaschicht getrennt werden. In solchen Fällen werden an den äusseren Seiten der Synergiden keine Leisten ausgebildet (Fig. 37). Im allgemeinen liegen die Spitzen der beiden Synergiden gleich hoch und füllen den obersten Teil des Embryosackes aus. Bisweilen ist jedoch eine Synergide etwas kürzer als die andere, und in solchen Fällen wird auf der längeren Synergide eine Leiste

unmittelbar oberhalb der Spitze der kürzeren ausgebildet. Über der Spitze der Eizelle findet sich auf einer oder beiden Synergiden eine Leiste.

Endlich mag hervorgehoben werden, dass die sehr scharfe und auffällige Form, die die Synergiden in Präparaten von alten Embryosäcken zeigen, teilweise auf Schrumpfungen zurückzuführen sind, die während der Präparation einsetzen. Die kleinen, leistenähnlichen Vorsprünge, die von Miss PACE (1913, S. 378 und Fig. 15) bei *Atamosco texana* und von HABERMANN (1906) bei verschiedenen Pflanzen beschrieben, bezw. abgebildet worden sind, dürften wenigstens grösstenteils Artefakte sein.

In den befruchtungsreifen Embryosäcken der Valerianaceen sind die Synergiden sehr gross und nehmen den grössten Teil der Länge des Embryosackes ein.

Die Eizelle liegt an der Wand des Embryosackes ein wenig unterhalb seiner Spitze. Anfangs ist sie den jungen Synergiden sehr ähnlich aber bekommt bald den bei den Eizellen gewöhnlichen Bau mit einer grossen Vakuole, die den oberen grösseren Teil der Zelle ausfüllt. Der Kern liegt im Plasma unterhalb der Vakuole. Bemerkenswert ist, dass an der Eizelle nie eine Leiste gebildet wird. Dies ist auch bei den von Miss PACE untersuchten Arten, die Synergidenleisten besitzen, nicht der Fall. Nur bei *Valeriana phu* habe ich einmal eine kleine Leiste an der Eizelle beobachtet.

In der Eizelle treten zahlreiche Körner auf, die von Hämatoxylin intensiv schwarz gefärbt werden. Von Jod werden sie gelb gefärbt; sie dürften somit aus Eiweisskörpern bestehen. Sie fliessen zu Klumpen zusammen, die anfangs unregelmässig geformt und in der ganzen Plasmamasse zerstreut sind. In der befruchtungsreifen Eizelle bilden sie im allgemeinen zwei sehr stark färbbare Körper, die neben dem Kern liegen (Fig. 39). Ausserdem können ähnliche aber kleinere Körper an anderen Stellen vorkommen. Sie nehmen oft kernähnliche Struktur an und erschweren Beobachtungen über die Befruchtung. Es ist oft beinahe unmöglich zu entscheiden, ob ein Spermakern oder ein, beziehungsweise eine Sammlung solcher Körper vorliegt. Es ist mir in der Tat nicht gelungen mit Sicherheit einen Spermakern im Embryosack zu finden.

In den befruchtungsreifen Embryosäcken ist die Eizelle ebenso gross oder etwas grösser als die Synergiden und reicht somit etwas weiter nach unten als diese. Meistens liegt der Eikern unmittelbar unter den Synergiden. Die Zellen des Eiapparates zeigen keine im Verhältnis zu den Dorsal- und Ventralseiten der Samenanlage bestimmte Orientierung.

Die Polkerne. Gleich nach vollendeter Zellenbildung im Embryosacke oder etwas früher beginnt der untere Polkern längs der Wand des Embryosackes nach oben zu wandern. Die Polkerne treffen gleich unterhalb des Eiapparates zusammen. Sie bleiben eine Zeit lang neben einander liegen und verschmelzen ehe die Eizelle und die Synergiden ihre volle Grösse erreicht haben. In befruchtungsreifen Embryosäcken ist der Zentralkern sehr gross und berührt oft sowohl die Eizelle als die Antipoden. Er hat im allgemeinen einen grossen Nukleol, seltener 2—3 kleinere. In diesen, wie auch in den Nukleolen der übrigen Kerne des Embryosackes, werden

oft ein oder mehrere Körner beobachtet, die stark lichtbrechend sind und einen scharf eckigen Umriss besitzen. Sie werden im Gegensatz zu dem übrigen Teil des Nukleoles von Hämatoxylin und Safranin nicht gefärbt. Solche Körner sind von HUSS (1906, S. 28) bei *Helleborus* und einigen anderen Ranunculaceen beobachtet worden. Bei diesen Pflanzen scheint ihre Form regelmässiger als bei den Valerianaceen zu sein. Ich wage ebensowenig wie HUSS über ihre chemische Beschaffenheit eine Vermutung zu äussern. Bemerkenswert ist indessen, dass sie nur in Samenanlagen vorkommen, die mit CrO_3-Mischungen (Pt Cl_4-CrO_3-Eisessig und der ZENKERschen Lösung) fixiert worden sind. HUSS hat jedoch die erwähnten Ranunculaceen mit absolutem Alkohol fixiert.

Die Antipoden. Wie oben erwähnt wurde, werden die Antipoden gleichzeitig oder etwas früher als die Zellen des Eiapparates abgegrenzt. HOFMEISTER (1861, S. 676) giebt an, die Antipoden »werden — wenn überhaupt — früher ausgebildet, als die Keimbläschen. Sie sind bereits völlig entwickelte Zellen zu einer Zeit, wo die Keimbläschen nur als schlecht begränzte Ballen von Protoplasma erscheinen, wo selbst um die Kerne derselben noch kein Protoplasma sich geballt hat». Dies ist von späteren Untersuchungen nicht bestätigt worden, und betreffend gerade die von HOFMEISTER als Beispiele herangezogenen Pflanzen, *Zostera marina*, *Crocus vernus* und *Iris pumila* haben spätere Untersucher keine Angaben darüber geliefert. Bei den Valerianaceen ist jedenfalls der zeitliche Unterschied bezüglich der Ausbildung zwischen den beiden Enden des Embryosackes keineswegs so gross, wie HOFMEISTER für die erwähnten Arten angiebt.

Die Form und die Lage der Antipoden ist auch innerhalb derselben Art sehr verschieden. Der unterste, meistens taschenähnliche Teil des Embryosackes wird von ihnen immer vollständig erfüllt. Bisweilen liegen alle drei Antipoden neben einander, und jede Antipode besteht dann aus einem unteren, schmalen Teil, der in der Antipodentasche steckt, und einem oberen, erweiterten und abgerundeten Teil, der in den Embryosack hineinragt. Oft reichen nur zwei Antipoden bis zur Basis des Embryosackes. Die dritte ist dann kleiner als die anderen und liegt in gleicher Höhe mit den oberen Teilen der anderen oder zum Teil etwas höher. In einigen Fällen habe ich den untersten, taschenähnlichen Teil des Embryosackes von einer einzigen Antipode erfüllt gefunden. Die beiden anderen liegen dann nebeneinander oberhalb dieser (Fig. 38) oder in gleicher Höhe mit ihrem oberen Teil (Fig. 36). Während die Polkerne nebeneinander liegen, werden die Kerne der Antipoden geteilt. Die Teilungen sind mitotisch, ich habe mehrmals Spindeln von ganz typischer Form gesehen. Die Teilungen werden sehr schnell und meistens in allen Antipoden gleichzeitig vollzogen; ein Fall, wo eine Antipode einkernig, die zweite zweikernig ist, während der Kern der dritten eben sich in Teilung befindet, ist in der Fig. 36 a, b abgebildet. In jeder Antipode werden im allgemeinen nur zwei Kerne gebildet, nur bei *Centranthus macrosiphon* habe ich ausnahmsweise 3—4-kernige Antipoden beobachtet. Ein Ausbleiben der Kernteilungen habe ich ein paarmal bei *Valeriana dioica* und *Fedia* beobachtet.

Die Antipoden bleiben an Grösse weit hinter den Zellen des Eiapparates zurück,

oft ist ihr Zuwachs sogar sehr unbedeutend. Ihr Plasma ist von Anfang an dicht und stark färbbar und dicht vor der Befruchtung wird von ihm Hämatoxylin (bezw. Safranin) in gleich hohem Grad gespeichert wie von den degenerierenden Makrosporen. Sie treten deshalb in den Präparaten als schwarze (bezw. rote) Klumpen hervor (Fig. 38). Dass dies nicht auf einen Degenerationsprozess zurückzuführen ist, geht daraus hervor, dass sie in späteren Stadien immer ganz gesund erscheinen. Teilweise dürfte die starke Färbbarkeit durch einen grossen Gehalt an Eiweisskörpern bedingt sein, aber der Hauptsache nach dadurch, dass das Protoplasma in einem gewissen Stadium gegen die Einwirkung der Fixierungsflüssigkeiten sehr empfindlich ist. Bisweilen werden alle Antipoden schwarz, bisweilen nur deren eine oder zwei. Dass sie besonders empfindlich sind, geht daraus hervor, dass eine Vakuole, die oft (vielleicht immer) in ihren oberen Teilen sich findet, immer zusammengeschrumpft erscheint, wenn auch die Zellen des Eiapparates sehr gut erhalten sind. Im allgemeinen tritt diese grosse Empfindlichkeit nicht ein, bevor die Antipoden zweikernig geworden sind.

Antipoden mit zwei oder mehreren Kernen sind bei manchen Pflanzen beobachtet worden. Meistens zeigen sie dann irgend eine spezielle Ausbildung; entweder sind sie ihrer Anzahl nach vermehrt und bilden ein »Antipodengewebe» oder sind sie stark vergrössert und haben ein haustorienartiges Aussehen.

In die erste Kategorie gehören beinahe alle Gräser, die in embryologischer Hinsicht untersucht wurden, und bei manchen unter diesen kommt es vor, dass die letzten Kernteilungen nicht von Zellteilungen begleitet werden, wodurch mehrkernige Antipoden entstehen, so z. B. bei *Zea mays* (Guignard 1901), *Ehrharta* (Fischer 1880), *Triticum* (Koernicke 1896) und *Oryza sativa*. Bei der letzterwähnten hat Kuwada (1910) in einer Antipode sogar 14 Kerne gezählt. Ähnliche Antipodenkomplexe sind bei einigen *Pandanus*-Arten (Campbell 1911), bei *Trautvetteria* (Huss 1906) und bei *Stackhousia* (Billings 1901) beschrieben worden, obgleich bei diesen Pflanzen mehr als ein Kern in jeder Antipode nicht beobachtet wurde. Ähnlich dürften die von Guérin (1903) beschriebenen Antipoden einiger *Gentiana*-Arten sich verhalten. Laurent (1903, S. 500 und 1904, S. 130 u. f.) giebt an, dass bei den Juncaceen eine Antipode nach der Befruchtung mehrkernig werde, ein Verhalten, das Huss (1906, S. 9) für eine Degenerationserscheinung hält. In diesem Fall dürfte sicherlich eine Verwechselung mit einem helobialen Endosperm vorliegen, und ebenso bei den mehrkernigen Antipoden, die von Campbell (1899, 1900, 1903, 1905) bei *Sparganium* und einigen Araceen beschrieben worden sind (vgl. Palm 1915, S. 26—27).

In die zweite Kategorie gehören vor allem einige Compositeen, die sehr grosse und kernreiche Antipoden besitzen, z. B. *Aster* (Chamberlain 1895, Palm 1914 und 1915), *Bellis* (Palm 1915), *Cosmos* und *Cosmidium* (Täckholm 1916). Auch können hierher einige Ranunculaceen, z. B. *Caltha*, *Trollius*, *Eranthis*, *Aquilegia*, *Anemone*, *Clematis* (Huss 1906) mit stark vergrösserten und 2-mehrkernigen Antipoden gerechnet werden. Die Antipoden dieser Ranunculaceen liegen im Gegensatz zu denen der erwähnten Compositeen, gänzlich innerhalb des Embryosackes.

In allen den erwähnten Fällen von Vermehrung der Antipodenkerne sind die

Kernteilungen von auffallenden Veränderungen der Form und der Struktur des Antipodenapparates begleitet, was bei den Valerianaceen durchaus nicht der Fall ist. Bei einigen Pflanzen werden die Antipoden vor oder nach den Kernteilungen zwar stark vergrössert aber zeigen keine wesentlichen Veränderungen betreffend die Form und Struktur. Dies ist der Fall bei *Silphium* (MERREL 1900), *Anoda* (GUIGNARD 1882), *Alopecurus* und *Sesleria* (FISCHER 1880). Unter diesen gehören *Silphium* und die beiden letzterwähnten in Familien, innerhalb deren grosse Variationen im Bau des Antipodenapparates vorkommen (vgl. oben). Bezüglich der Malvaceen fehlen zur Zeit Angaben über die Antipoden anderer Gattungen als *Anoda*. Die innerhalb der Familie der Valerianaceen regelmässig vorkommende Verdoppelung der Antipodenkerne ohne nachfolgende Wandbildung oder irgend welche Veränderungen hinsichtlich der Form und der Struktur der Antipoden, dürfte somit kein Gegenstück innerhalb einer zweiten Familie haben. Ihre Bedeutung ist schwierig zu verstehen.

Innerhalb der mit den Valerianaceen verwandten Familien ist indessen ein Fall von Vermehrung der Antipoden bekannt. BALICKA-IWANOWSKA (1899) hat nämlich bei *Morina longifolia* mehrere einkernige Antipoden gefunden. Ich habe einige Präparate von Fruchtknoten dieser Art hergestellt, und kann ihre Angabe hinsichtlich der Zahl der Antipoden bestätigen, jedoch habe ich schon vor der Befruchtung zahlreiche Antipoden gefunden. Bei *Knautia*, *Succisa* und *Dipsacus* habe ich stets drei einkernige Antipoden gefunden. Mehrkernige Antipoden sind als teratologische Bildungen bei vielen Pflanzen gefunden worden. Auf solche Fälle wurde oben keine Rücksicht genommen.

Der befruchtungsreife Embryosack ist ziemlich breit, oft beinahe isodiametrisch. Die grösste Breite liegt oberhalb der Mitte. Das untere Ende ist, wie oben erwähnt wurde, schmal und oft zugespitzt, was bisweilen auch beim oberen Ende der Fall ist. Der grösste Teil des Embryosackes wird von dem Eiapparat eingenommen. Der Zentralkern liegt unmittelbar unterhalb der Eizelle, Zytoplasma kommt reichlich vor. Zu den Seiten des Eiapparates und des Zentralkerns finden sich zahlreiche kleine Vakuolen, für eine zentrale Vakuole gibt es keinen Platz, weil der Zentralkern ziemlich median liegt und den Abstand zwischen dem Eiapparat und den Antipoden grösstenteils oder sogar vollständig ausfüllt. Der Embryosack ist von einer zarten Wand umgeben, die oberhalb des Eiapparates nicht unterbrochen ist, aber gleich vor dem Eintritt des Pollenschlauches oberhalb der Synergiden verschleimt wird. Den Antipoden, den Synergiden und der Eizelle gehen Zellulosemembranen gänzlich ab, was durch Reaktion mit Chlorzinkjod festgestellt wurde.

Das Integument.

Wenn der Nuzellus auszuwachsen beginnt, ist er schmäler als der übrige Teil der Samenanlage. Von den zu den Seiten der Nuzellusbasis hervorspringenden Gewebepartien wird das Integument gebildet. Es wächst anfangs sehr langsam, oft ist es, noch wenn der Nuzellus nach oben gerichtet ist, eben im Begriff nach oben zu

wachsen (Fig. 27). Wie gewöhnlich wächst es an der Seite der Raphe langsamer als im übrigen. Bei *Centranthus macrosiphon* fängt das Integument an, schneller zu wachsen, etwa zu der Zeit, in der der Kern sich zwischen Synapsis und Spirem befindet. Schon ehe die heterotypische Spindel fertig geworden ist, hat es die Nuzellusspitze im Wachstum überholt. Während der letzten Stadien der Tetradenteilung wächst das Integument oberhalb des Nuzellus zentripetal, wodurch die sehr enge Mikropyle gebildet wird.

Bei den *Valeriana*-Arten werden grosse Variationen bezüglich der Geschwindigkeit des Zuwachses des Integumentes angetroffen. Oft reicht es, schon ehe die Umbiegung vollendet ist, eine Strecke längs dem Nuzellus aufwärts (Fig. 26).

Andererseits hat es bisweilen während der homotypischen Teilung noch nicht den Gipfel des Nuzellus erreicht. Ziemlich oft werden Samenanlagen angetroffen, bei denen die Tetraden fertig sind, und der Rand des Integumentes kaum merkbar über den Nuzellusgipfel hervorragt. Wenn der Nuzellus und die oberen Makrosporen zu degenerieren anfangen, hat jedoch der Mikropylenkanal immer seine definitive Form erreicht.

Der Teil der inneren Epidermis des Integumentes, der an den Embryosack grenzt, ist in der, für die meisten Sympetalen und manche Choripetalen charakteristischen Weise ausgebildet (Fig. 32, 37). Diese speziell ausgebildete Schicht ist mit vielen Namen belegt worden; Dahlgren (1916, S. 15) zählt sogar 10 solche auf, und noch einige dürften es verdienen erwähnt zu werden, z. B. Endothel (Schwere 1896) und Embryodermis (Magnus 1913).

Der genannte Verfasser braucht den Namen »Tapetum», und hebt zur Begründung dieser Wahl hervor, dass dieser Terminus »obgleich weniger gelungen, doch am meisten eingebürgert zu sein scheint». Diese Behauptung dürfte betreffend der späteren deutschsprachigen Litteratur, aber kaum betreffend der englisch-amerikanischen und französischen zutreffend sein. Oft findet man, dass Verfasser die Bezeichnung Tapetum zwar anwenden, sie jedoch nicht ohne Einschränkung gutheissen, und in Schneiders Handwörterbuch der Botanik (Schneider-Linsbauer 1917) hat Porsch sie »nicht morphologisch zulässig» erklärt. Ich schliesse mich dieser Meinung völlig an, möchte aber zur Motivierung Porschs ein paar ergänzende Bemerkungen machen. Porsch meint, der Namen könnte von physiologischem Gesichtspunkt aus verteidigt werden und er zitiert dabei Goebel (1898—1901), der sagt: »Der Begriff Tapetenzellen ist kein morphologischer .... sondern ein funktioneller, ... demgemäss ist auch ihr Ursprung kein einheitlicher». Dagegen kann eingewendet werden, dass die physiologische Funktion der betreffenden Zellenschicht gar nicht genügend klargestellt ist. Aus dem Referat Palms (1915, S. 179—185) über die Meinung verschiedener Verfasser geht hervor, dass die Ansichten in dieser Hinsicht weit auseinander gehen und dass es durchaus nicht gewiss ist, dass die Zellen der betreffenden Schicht in allen Fällen dieselbe Funktion haben.

Am deutlichsten treten die Nachteile der Bezeichnung »Tapetum» hervor, wo sie in derselben Arbeit nicht nur in der oben erwähnten Bedeutung sondern auch für die Schichtzellen verwendet wird, wie dies zum Beispiel in der oben zitierten

Arbeit von PALM der Fall ist. Die Konsequenz eines solchen Verfahrens ist die, dass in einer Samenanlage von z. B. *Linum*, zwei ganz verschiedene Zellenkomplexe mit demselben Namen belegt werden.

Unter allen den Namen, die der betreffenden Schicht zugeteilt worden sind, ist meines Erachtens der von JÖNSSON (1880, S. 7) vorgeschlagene »Mantellager» (schwedisch) allen anderen vorzuziehen. Er ist morphologisch völlig neutral, deutet nicht auf irgend eine bestimmte Funktion oder auf eine nicht immer vorkommende Form der Zellen hin, wie z. B. »Pallissadenschicht» und »columnar tissue», und hat auch nicht eine allzu allgemeine Bedeutung, wie z. B. »Epithel» (GOEBEL) und »assise épithéliale» (GOLDFLUSS 1899). Ausserdem dürfte er Priorität haben. JÖNSSON schlägt ihn als Übersetzung der WARMING'schen, »couche (assise) de revêtement» vor. Als deutsche Übersetzung dürfte »Mantelschicht» angemessen sein.

Meistens beginnt die Mantelschicht früh sich zu entwickeln. Bei den Valerianaceen kann schon gleich nach der Tetradenteilung eine radiäre Streckung der Zellen der inneren Epidermis des Integumentes beobachtet werden. Anfangs ist das Plasma dieser Zellen dem der angrenzenden Zellenschichten ähnlich, bald wird es aber dichter und stärker färbbar. Während der Embryosack wächst, treten zahlreiche antikline Teilungen ein, weshalb die Zellen der Mantelschicht sehr schmal werden (Fig. 37). Im allgemeinen wird die Mantelschicht gleichzeitig längs dem ganzen Embryosack entwickelt, bisweilen wird jedoch die Entwicklung in der Mikropylarregion verspätet (vgl. Fig. 32 und 37). Die an den Embryosack grenzenden Wände sind mit einer deutlichen Kutikula versehen. VIDAL (1903, S. 596) giebt an, sie seien verkorkt; dies dürfte jedoch kaum zutreffend sein.

Die Befruchtung und damit verbundene Verhältnisse.

1. Das leitende Gewebe.

Angaben über das leitende Gewebe bei den Valerianaceen sind von GUÉGUEN (1902; *Centranthus ruber*, *Fedia*) und VIDAL (1903; *Centranthus ruber*) geliefert worden; dieser erwähnt nur die Verbreitung des betreffenden Gewebes innerhalb des Griffels und des Fruchtknotens, jener teilt auch einiges über die histologische Struktur mit. Das leitende Gewebe ist in verschiedenen Teilen des Gynäceums verschiedenartig ausgebildet.

1. *Die Narbenpapillen.* Längs der ganzen bezw. der grössten Teile der nach innen gekehrten Flächen der Narbenlappen sind die Epidermiszellen als Narbenpapillen entwickelt. Ihre Form ist bei den einzelnen Gattungen etwas verschieden. Bei *Fedia* (GUÉGUEN 1902, Pl. 20, Fig. 27) sind die Epidermiszellen palissadenartig gestreckt, und ihre freien papillenbildenden Teile sind kurz und gleich hoch, weshalb die Narbenlappen bei schwacher Vergrösserung völlig eben erscheinen. In den Spitzen der Narbenlappen geht die papillöse Epidermis der Innenseite allmählich in die ebene, aus niedrigen Zellen gebildete der äusseren Seite über. Bei *Patrinia rupestris*

(Fig. 40) sind die Papillen lang, nicht gleich hoch und ein wenig gekrümmt, weshalb die Narbenflächen schon bei schwacher Vergrösserung rauh erscheinen. Die Spitzen der Narbenlappen sind von einer ebenen Epidermis bekleidet, die gegen die papillenführende Region scharf abgegrenzt ist. Die *Centranthus*-Arten nehmen betreffend

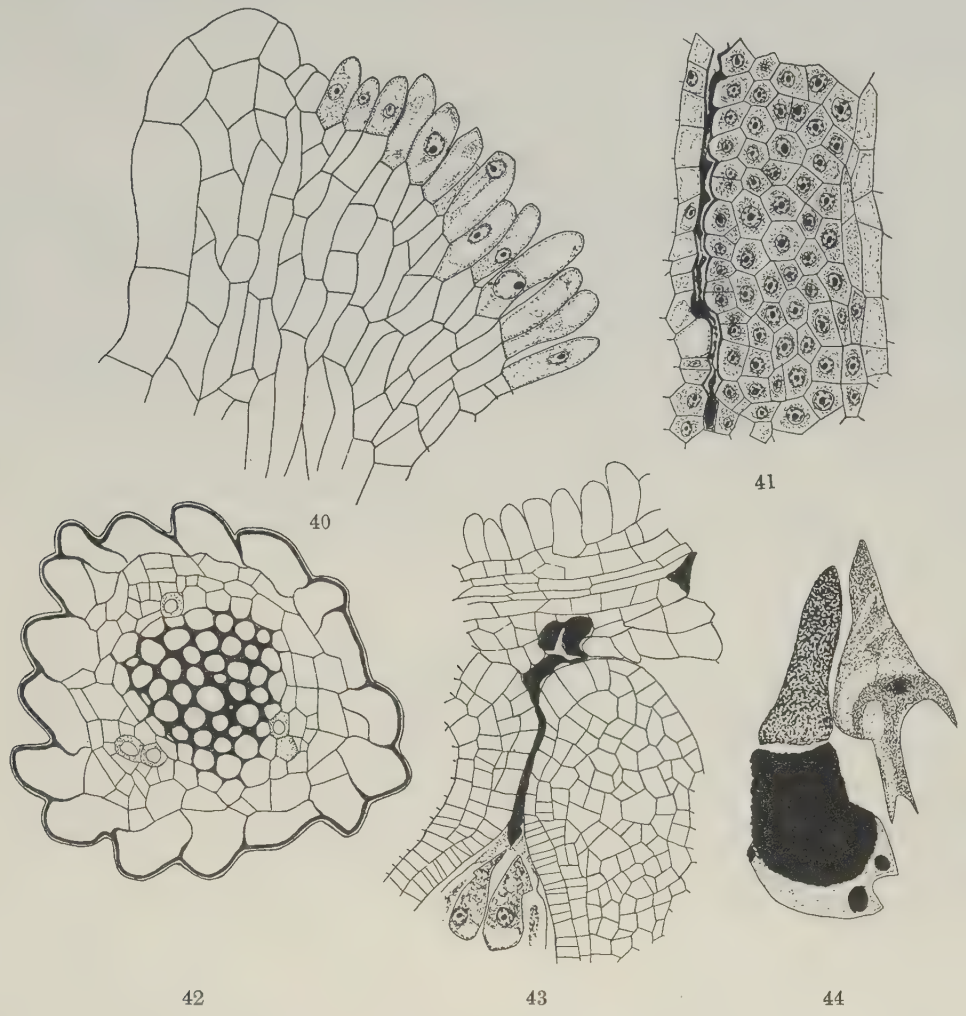


Fig. 40. *Patrinia rupestris*. Narbenlappen. — Fig. 41—44 *Centranthus macrosiphon*. — Fig. 41. Leitendes Gewebe des obersten Teiles des Fruchtknotens mit einem Pollenschlauch. — Fig. 42. Querschnitt des Griffels nach einem Chlorzinkjod-Präparat Vergr. 900. — Fig. 43. Pollenschlauch im Funiculus und in der Mikropyle. Vergr. 280. — Fig. 44. Synergiden eines befruchteten Embryosackes. — Fig. 40, 41, 44 Vergr. 480.

der Länge der Narbenpapillen eine Mittelstellung zwischen den beiden erwähnten Gattungen ein, haben aber die grössten Papillen in den Spitzen der Narbenlappen lokalisiert.

Die Narbenpapillen sind anfangs von einer deutlichen Kutikula bekleidet, die später durch eine Schleimsekretion abgesprengt wird. Wo die Papillenzellen an einander grenzen, sind ihre Wände verdickt, die frei hervorragenden Papillen haben aber ziemlich dünne Wände.

2. *Das leitende Gewebe des Griffels.* Im obersten Teil des Griffels werden die Einschnitte zwischen den Narbenlappen von drei Spalten fortgesetzt, die zusammen einen Griffelkanal von der oben beschriebenen Form bilden. Die Wände dieses Kanales werden von Epidermiszellen ausgekleidet, die an Form und Grösse an die Epidermiszellen der Narbenlappen erinnern, aber eine ebene Schicht bilden. Bei *Patrinia rupestris* heben sich diese Zellen von dem umgebenden Gewebe deutlich ab, und die Mittelpartie des Griffelkanales ist im obersten Teil des Griffels zylindrisch erweitert. Bei *Fedia* und *Centranthus* fehlt diese Erweiterung und die Epidermiszellen wie auch die Narbenpapillen sind den Parenchymzellen des Griffels mehr ähnlich als bei *Patrinia*. Die Kutikula der Epidermis des Griffelkanales ist wohl entwickelt und tritt in mit Chlorzinkjod gefärbten Präparaten sehr scharf hervor.

Schon in den innersten Teilen der Narbenlappen ist eine kleine Zellenpartie als ein leitendes Gewebe mit verdickten Zellenwänden ausgebildet. Im obersten Teil des Griffels werden diese Gewebepartien durch einen Strang von leitendem Gewebe in jedem der drei Teile des Griffelparenchyms fortgesetzt. Im unteren und grösseren Teil des Griffels fehlt ein Griffelkanal, und das leitende Gewebe ist als ein »tissu conducteur plein» (Capus 1878) ausgebildet, das den grössten Teil des Gewebes zwischen den Gefässbündeln einnimmt. In Querschnitten hat das leitende Gewebe eine abgerundet dreieckige Form (Fig. 42). Die Zellenwände sind stark verdickt und geben mit Chlorzinkjod eine deutliche Zellulosereaktion. Die Aussenepidermis des Griffels hat verdickte Wände und wird von einer dicken Kutikula bekleidet (Fig. 42). Im oberen Teil des Griffels sind die Zellen des leitenden Gewebes sehr lang, jedoch nie prosenchymatisch. Gegen die Basis des Griffels zu nimmt ihre Länge schnell ab (vgl. Guéguen 1902, Pl. 21, Fig. 2).

3. *Das leitende Gewebe im obersten Teil des Fruchtknotens* stellt eine unmittelbare Fortsetzung dessen des Griffels dar. Die Zellen sind hier beinahe isodiametrisch, ihre Wände sind dünner als im Griffel. Sie sind auch viel plasmareicher, weshalb das betreffende Gewebe in hämatoxylingefärbten Präparaten als eine dunkle Partie hervortritt (Fig. 41). In gleicher Höhe mit den obersten Teilen der Fruchtknotenfächer breitet es sich aus. Bei *Fedia* erreicht es die sterilen Fächer. Guéguen (1902, Pl. 20, Fig. 26) giebt an, dass es sich in drei Partien teile, die den Gefässbündeln bis zu den sterilen Fächern folgen. Ich habe in Fruchtknoten dieser Pflanze, deren Samenanlage befruchtungsreif war, auch das Parenchym zwischen den Gefässbündeln als ein leitendes Gewebe ausgebildet gefunden, jedoch war es von dem umgebenden Gewebe nur durch etwas verdickte Zellenwände verschieden. Bei *Valeriana officinalis* geht ein Strang leitendes Gewebe von der Griffelbasis bis zum Funiculus der fertilen Samenanlage. In der Nähe der sterilen Fächer breitet er sich gegen diese aus, aber geht diffus in das unveränderte Parenchym über.

4. *Das leitende Gewebe im Funiculus.* Dasjenige Gefässbündel, das in den Funiculus geht, wird von einem wenigzelligen Streifen leitenden Gewebes begleitet. Die Epidermis des basalen Teiles des Funiculus ist papillös und erinnert an den papillentragenden Teil der Narbenepidermis; jedoch sind die Funicularpapillen kleiner als die Narbenpapillen. Die grössten habe ich bei *Patrinia rupestris* gefunden, die

ja auch die grössten Narbenpapillen besitzt. Bei *Fedia*, deren rudimentäre Samenanlagen in den sterilen Fächern bisweilen gänzlich fehlen, ist die Epidermis an den Stellen wo solche Rudimente zu erwarten wären, deutlich papillös. Die von GUÉGUEN (1902, Pl. 20, Fig. 28) abgebildeten »papilles ovariennes» dürften wahrscheinlich solchen Epidermispartien entstammen.

2. Der Verlauf des Pollenschlauches.

Nachdem die Pollenkörner bis an den Narben gelangt sind, beginnen die Pollenschläuche sehr bald zu wachsen. Oft wächst aus jedem der Poren des Pollenkornes ein Schlauch hervor. Die beiden sterilen scheinen dann als eine Art Verankerungsorgane zu funktionieren. Bei *Centranthus macrosiphon* habe ich einmal ein Pollenkorn gefunden aus dem drei äusserlich völlig ähnliche Schläuche gewachsen und in zwei Narbenlappen eingetreten waren, und das mittelst den Schläuchen zwischen den Narbenlappen aufgehängt war, ohne auch nur einen Narbenlappen zu berühren.

Der Pollenschlauch wächst in einen Narbenlappen hinein und trifft dort das leitende Gewebe. Er folgt dann diesem bis zum Insertionspunkt der Samenanlage und wächst weiter in den Funiculus hinein. Er wächst immer interzellulär und trennt die angrenzenden Zellenschichten aus einander ohne sie zu zerstören.

Bemerkungswert ist, dass er am häufigsten in den periferen Teilen des leitenden Gewebes oder sogar an dessen Grenze wächst (Fig. 41). Im Funiculus wächst der Pollenschlauch anfangs in dem leitenden Gewebe längs dem Gefässbündel, biegt aber bald nach unten und erreicht die Epidermis der Unterseite. Gerade über der Mikropyle bricht er die Epidermis durch und wächst durch den Mikropylenkanal bis zum Scheitel des Embryosackes. Wo er die Epidermis durchbricht, bildet er oft Erweiterungen zwischen den Papillen, und nicht selten findet man eine grosse Erweiterung zwischen der Mikropyle und der Unterseite des Funiculus. Der Pollenschlauch zeigt somit einen Verlauf, der nur durch Aporogamie mehr endotrop werden könnte. Der Funiculus funktioniert selbst ohne irgend ein besonderes Organ auszubilden, als eine Art Obturator (vgl. Fig. 43).

3. Die Befruchtung.

Wenn der Pollenschlauch den Scheitel des Embryosackes erreicht hat, dringt er in den verschleimten Teil der Embryosackwand ein (Fig. 43) und wächst durch diesen bis zu einer der Synergiden, in welche er seinen Inhalt ergiesst. Wie gewöhnlich wird dabei die Synergide zerstört und sehr stark färbbar. Sie zerfällt meistens in zwei oder mehrere von einander deutlich getrennte Teile, die obgleich sie später ihre starke Färbbarkeit verlieren, noch, wenn ein ziemlich grosser Embryo vorhanden ist, leicht zu erkennen sind (vgl. Fig. 50). Die andere Synergide beginnt meistens bald zu degenerieren. Die Degeneration wird oft dadurch eingeleitet, dass die Vakuole

zusammenschrumpft, wodurch der untere Teil der Synergide sehr schmal wird und die Leiste sehr scharf hervortritt. (Fig. 44; vgl. FRISENDAHL 1912, S. 48). Bald schrumpft die ganze Synergide zusammen, Plasma und Kerne zeigen die gewöhnlichen Degenerationserscheinungen, und bald ist von der ganzen Synergide nichts mehr zu sehen. Ihr Kern kann jedoch bisweilen ziemlich lang erhalten bleiben (Fig. 45 b).

Es ist mir leider nicht gelungen, die Verschmelzung der Spermakerne mit dem Eikern und dem Zentralkern zu beobachten. Indessen liegt kein Grund vor, das Vorkommen einer normalen doppelten Befruchtung zu bezweifeln. Einige Verhältnisse, die von mehreren Verfassern in befruchteten Embryosäcken beobachtet und beschrieben worden sind, und die gewissermassen andeuten, dass wirklich eine Befruchtung stattgefunden hat, habe ich bisweilen beobachtet.

Bei *Centranthus macrosiphon* habe ich ein paar mal in dem unteren Rand der vom Pollenschlauch zerstörten Synergide einen kleinen kreisförmigen Einschnitt gefunden (Fig. 44). Dieser erinnert an die Löcher in der Synergide, die von JUEL (1907, S. 20) bei *Pyrola minor* und von DAHLGREN (1916, S. 35 und 61) bei *Trientalis europaea* und *Statice bahusiensis* (= *humilis*) beobachtet worden sind, und die von den genannten Verfassern als Hohlräume, in denen die Spermazellen gelegen haben, gedeutet worden sind. Ich habe indessen ähnliche Löcher nur am Rand der Synergide beobachtet. Sie dürften demnach die Stellen zeigen, wo die Spermazellen (bezw. -kerne) die Hautschicht des Synergidenplasmas durchbrochen haben.

In der zerstörten Synergide werden bei mehreren Pflanzen rundliche, diffus gefärbte Körper gefunden (vgl. LAGERBERG 1909, S. 58). Sie sind von GUIGNARD (1901) und JUEL (1907, S. 20) als die Kerne des Pollenschlauches und der Synergide gedeutet worden. Ich habe bei den Valerianaceen bisweilen ähnliche Körper gefunden, sie treten jedoch nie ebenso deutlich hervor wie bei *Saxifraga granulata* (JUEL 1907, Tafel IV), *Monotropa uniflora* (SHIBATA 1902), *Erigeron* und *Silphium* (LAND 1900), bei denen sie sehr auffallend sind.

Die meisten Verfasser, die über die Befruchtung bei den Angiospermen geschrieben haben, heben das Vorkommen von Plasmabrücken oder Plasmazungen hervor, die sich von der zerstörten Synergide aus längs der Eizelle und bis zum Zentralkern erstrecken. Sie sind als Plasmaströme gedeutet worden, die dazu dienen, die Spermakerne zum Eikern und zum Zentralkern zu bringen. Ich habe solche Plasmaströme bei den Valerianaceen niemals beobachtet, und diese Beobachtung dürfte einigermassen die oben erwähnte Vermutung über ihre Funktion bestätigen. Wie oben erwähnt wurde, verlassen die Spermakerne wahrscheinlich die Synergide an deren unterem Ende. Sie befinden sich dann sogleich dank der grossen Länge der Synergide und der Lage des Zentralkernes in unmittelbarer Nähe der Eizelle und des Zentralkerns, oft sogar in Berührung mit beiden. Irgend ein besonderer Apparat für ihren Transport ist somit nicht notwendig. Sehr kleine Bewegungen des Plasmas des Embryosackes die an fixiertem Material nicht festzustellen sind, oder ihre eigenen Bewegungen, falls man wie NAWASCHIN (1909) ihnen solche zuschreiben will, können hinreichend sein.

Das Endosperm.

Die erste Teilung des Zentralkernes tritt bald nach der Befruchtung ein und wird von einer Zellteilung begleitet. Die Valerianaceen liefern somit ein neues Beispiel eines von Anfang an zellulären Endosperms. Das zweizellige Stadium habe ich bei *Centranthus macrosiphon*, *Valeriana officinalis* und *Fedia cornucopiae* gesehen. Bei *Valerianella olitoria* habe ich drei- und vierzellige Endosperme und bei *Valerianella rimosa* einmal ein vierzelliges gesehen. In allen diesen Fällen waren die Wände so orientiert, dass eine simultane Zellenbildung als ausgeschlossen betrachtet werden

45 a 45 b 46 a 46 b 47

Fig. 45 a, b. *Centranthus macrosiphon.* Zwei Längsschnitte eines Embryosackes mit 4-zelligem Endosperm und 2-zelligem Embryo. Die Schitte sind parallell zur ersten Wand und durch diese getrennt. — Fig. 46 a, b. *Valerianella rimosa.* Wie die vorige, aber die Eizelle noch ungeteilt. — Fig. 47. *Valerianella olitoria.* Embryosack mit 3-zelligem Endosperm und 2-zelligem Embryo. Nur zwei Endospermzellen liegen im abgebildeten Schnitt. — Fig. 45—47 Vergr. 480.

muss. Bei *Patrinia rupestris* habe ich kein jüngeres Stadium als das 16-zellige gesehen. Indessen dürfte es als sicher betrachtet werden können, dass auch bei dieser Art das Endosperm von Anfang an zellulär ist. Ein Fall, wo in einem anfangs nukleären Endosperm Zellen schon nach der vierten Kernteilung gebildet werden, dürfte nicht bekannt sein.

Die Orientierung der ersten Wände ist sehr variierend. Die erste Wand ist immer longitudinal oder schräg. Im letzten Fall (Fig. 47) nähert sie sich bisweilen der longitudinalen Richtung; dagegen habe ich sie nie annähernd horizontal gefunden. Wenn die erste Wand schräg ist, werden die folgenden ganz unregelmässig orientiert; wenn sie aber longitudinal ist, können die nächstfolgenden verschiedenartig orientiert sein.

Jede der beiden ersten Zellen kann längs geteilt werden (Fig. 46 a, b). Das vierzellige Endosperm besteht dann aus vier parallell zur Längsachse des Embryosackes gelagerten Zellen und ist somit dem der *Adoxa* (Lagerbrrg 1909, S. 60)

völlig ähnlich. Bei *Adoxa* wird jede der vier Zellen von einer Querwand geteilt, während bei den Valerianaceen die folgenden Teilungen unregelmässig sind.

Auch kann in einer der beiden zuerst entstandenen Zellen eine Längswand, in der anderen eine Querwand gebildet werden (Fig. 45 a, b), wonach schräge Wände entstehen.

Einmal habe ich bei *Centranthus macrosiphon* beobachtet, dass von den Wänden der zweiten Teilung die eine horizontal und die andere annähernd horizontal war.[1]

Die oben erwähnten verschiedenen Orientierungen der ersten Wände habe ich in folgender Weise unter den untersuchten Arten verteilt gefunden.

A. Alle Wände unregelmässig orientiert.
Centranthus ruber, C. macrosiphon; Valeriana officinalis; Valerianella olitoria; Fedia cornucopiæ; (Patrinia rupestris).

B. Die erste Wand longitudinal.
1. In jeder der ersten Zellen tritt eine Längsteilung ein.
Centranthus macrosiphon; Valerianella rimosa; Fedia cornucopiae.
2. In einer der ersten Zellen Längsteilung, in der anderen Querteilung.
Centranthus macrosiphon.
[3. In beiden Zellen Querteilung.
Centranthus macrosiphon.]

Aus dem oben gesagten geht hervor:

1) dass die Endospermbildung der Valerianaceen wahrscheinlich durchweg successiv ist,
2) dass die ersten Wände im allgemeinen keine bestimmte Orientierung haben,
3) dass jedoch eine deutliche Tendenz zur Stabilisierung der Orientierung der ersten Wand in longitudinaler Richtung sich nachweisen lässt, und dass in den Fällen, wo sie diese Orientierung hat, auch die Wände der zweiten Teilung ziemlich regelmässig orientiert sind.

Leider ist es mir nicht gelungen genügend viel Material zur Beantwortung der Frage zu bekommen, ob hinsichtlich der Orientierung der Wände irgend ein Unterschied zwischen verschiedenen Gattungen vorliegt. Dass ich bei *Centranthus macrosiphon* die grössten Variationen in dieser Hinsicht gefunden habe, hängt wahrscheinlich lediglich davon ab, dass ich von dieser Art über das beste Material verfügt habe.[2]

Dass die erste Wand des Endosperms longitudinal sein kann, ist nur bei wenigen Pflanzen beobachtet, und dass sie immer diese Orientierung hat, ist noch viel seltener.

[1] Es mag hervorgehoben werden, dass die Embryosäcke sehr breit sind und somit auf viele Schnitte verteilt werden (bei *Centranthus macrosiphon* bisweilen 10 Schnitte, jeder 10 μ dick). Weil die Wände meistens ein wenig verbogen sind (vielleicht infolge der Fixierung), kann eine Wand in einem Schnitt transversal, in einem anderen schräg erscheinen.

[2] Dieses entstammt fast gänzlich einer Fixierung, die im Herbst 1915 gemacht wurde. Spätere Versuche, ein grösseres Material von den früheren Endospermstadien zu erhalten, sind leider beinahe gänzlich negativ ausgefallen. Unter 125 zu diesem Zweck fixierten und geschnittenen Blüten, konnten nur zwei Präparate gewonnen werden, die einen Aufschluss in dieser Hinsicht gaben.

SAMUELSSON hat in seiner Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der *Bicornes*-Blüten ein Schema der verschiedenen Typen des zellulären Endosperms geliefert (1913, S. 143). Er verteilt diese Typen auf zwei Gruppen:

»I. Erste Wand longitudinal» und »II. Erste Wand transversal». Zur ersten Gruppe werden *Peperomia*, *Adoxa* und *Physostegia* gerechnet. Die Angabe über *Physostegia* war auf die Untersuchung SHARPS (1911) gegründet. Indessen hat SCHNARF (1917) gezeigt, dass die Zelle, die SHARP für eine vergrösserte Antipode hält, in der Tat die unterste der beiden ersten Endospermzellen ist. Die erste Wand ist somit transversal, und *Physostegia* muss deshalb in die zweite Gruppe versetzt werden. Gleich den meisten der von SCHNARF untersuchten Labiaten, kann sie jedoch nicht ohne weiteres in irgend eine der SAMUELSSONschen Gruppen eingeteilt werden.

Betreffend *Peperomia* liegen verschiedene Angaben vor. JOHNSON (1900, S. 5) giebt an, dass die erste Spindel des Endosperms bei *Peperomia pellucida* »approximately transverse» sei, und dass die erste Wand »stretches from the oospore to the base of the embryo-sac». Bei *Peperomia reflexa* hat FISHER (1914, S. 144) die erste Wand »parallel with the long axis of the fruit or nearly so» gefunden. Nach CAMPBELL (1901, S. 109) ist indessen die Orientierung der ersten Wand nicht ganz so regelmässig wie von JOHNSON und FISHER behauptet wird. Er hat *Peperomia pellucida* (vgl. JOHNSON 1900) untersucht und gefunden, dass »the first division-wall is usually vertical but it may be more or less inclined, or even almost horizontal».

Bei *Peperomia* scheint somit die Orientierung der ersten Wand variierend zu sein, obgleich jedoch die longitudinale Richtung am häufigsten ist. Die Übereinstimmung mit den Valerianaceen ist ja sehr gross, und hier liegt somit ein Beispiel desselben Endospermtypus innerhalb weit getrennter Familien vor.

Bei *Adoxa* ist nach LAGERBERG (1909) die erste Wand immer longitudinal. Diese Pflanze liefert somit das einzige bisher bekannt gewordene Beispiel des konstanten Vorkommens einer Längswand bei der ersten Teilung des Endosperms.

Ausser bei den jetzt erwähnten dürfte es bei noch zwei Pflanzen vorkommen, dass die erste Wand des Endosperms longitudinal ist.

In seiner Arbeit über die Doppelbefruchtung bei *Erigeron* und *Silphium* hat LAND (1900) eine Abbildung der ersten Teilung des Endosperms bei *Erigeron philadelphicus* geliefert, die das Vorkommen einer longitudinalen Wand wahrscheinlich macht. Im Text erwähnt LAND einen »cell plate». Indessen hat DAHLGREN (1920) in einer vorläufigen Mitteilung neuerdings erwähnt, dass er bei mehreren Compositen-Gattungen zelluläres Endosperm gefunden hat und hat sogar wahrscheinlich gemacht, dass successive Endospermbildung für die ganze Familie charakteristisch ist; vgl. auch HOLMGREN 1916, S. 268. Es dürfte somit wahrscheinlich sein, dass LAND in der Tat eine longitudinale Wand bei *Erigeron philadelphicus* gesehen hat, vgl. hierüber auch LAGERBERG 1909, S. 61.

Über *Gunnera macrophylla* liegen betreffs der Endospermbildung zwei verschiedene Angaben vor. ERNST (1908, S. 426) sagt über die erste Teilung im Embryo und im Endosperm: »Eizelle und Embryosackzelle werden bei dieser ersten Teilung

nicht quer, sondern längs geteilt». SAMUELS (1912, S. 75) hat aber im Endosperm eine Querwand gefunden und meint, dass ERNST sich betreffs der Orientierung der ersten Wand geirrt habe. Es ist jedoch sehr unwahrscheinlich, dass ein so geübter Beobachter wie ERNST sich in diesem Fall geirrt haben sollte. Ich finde es viel wahrscheinlicher, dass die Orientierung der ersten Wand variierend ist. Es kann auch kaum angenommen werden, dass in dem von SAMUELS (1912) in der Fig. 39 Pl. V abgebildeten Endosperm die erste Wand horizontal gewesen ist. In diesem jungen Stadium muss in jedem Schnitt die erste Wand deutlich zusammenhängend hervortreten, und es scheint mir, als ob in diesem Fall die etwas schräge Längswand die erste sei. Es dürfte somit ziemlich sicher sein, dass die erste Endospermwand bei *Gunnera macrophylla* verschiedenartig orientiert sein kann. — Bei *Gunnera chilensis* hat MODILEWSKI (1908, Pl. 11, Fig. 11) gefunden, dass die erste Wand transversal ist.

Aus dem oben gesagten geht hervor, dass es einige Gattungen giebt, die nicht in eine der beiden Gruppen des Schemas von SAMUELSSON gestellt werden können. Dem Schema muss deshalb noch eine Gruppe angefügt werden, und es bekommt dann das folgende Aussehen:

I. Die erste Wand ohne regelmässige Orientierung.
Peperomia; Gunnera; Centranthus, Fedia, Valeriana, Valerianella, Patrinia.

II. Die erste Wand longitudinal.
Adoxa.

III. Die erste Wand transversal.

In die letzte Gruppe gehören die von SAMUELSSON unter II erwähnten Gattungen ausser *Gunnera*. Durch die Untersuchungen der letzten Jahre haben sich die folgenden Arten als hierher gehörig erwiesen: *Striga lutea* (MICHELL 1915); *Scutellaria galericulata, Prunella vulgaris, Clinopodium vulgare, Thymus ovatus, Salvia pratensis, S. glutinosa, Galeopsis bifida, G. speciosa, Stachys silvatica* (SCHNARF 1917); *Acicarpha tribuloides* (DAHLGREN 1915); *Magnolia virginiana* (MANEVAL 1914); *Buddleia curviflora* (DOP 1913); *Heuchera sanguinea* (GÄUMANN 1918) und wahrscheinlich *Sempervivum*. Die letzte ist von Frau JACOBSSON-STIASNY (1913) untersucht worden. Diese hat gefunden, dass die Teilung des primären Endospermkerns von der Bildung einer Querwand begleitet ist, hat aber nicht die nächsten Stadien gesehen. In der Fig. 2, Tafel II, hat sie indessen einen Schnitt abgebildet, der eine Entwicklung nach dem *Helobiae*-Typus äusserst unwahrscheinlich macht. *Sempervivum* dürfte somit unter II B b im Schema SAMUELSSONS gehören. *Acicarpha* gehört unter II A b 1, *Stachys* unter II B a und *Striga* unter II B b. Die von SCHNARF untersuchten Labiaten können, wie bereits erwähnt wurde, nicht ohne weiteres in das Schema SAMUELSSONS eingeordnet werden. *Scutellaria* gehört unter II A, weicht aber von den unter a, b und c angeführten Gattungen dadurch ab, dass in jeder der ersten Zellen bei der nächsten Teilung eine Längswand entsteht. Mit *Scutellaria* stimmen wahrscheinlich *Ajuga* und *Prostanthera* überein (vgl. SCHNARF 1917, S. 55 und 10). SCHNARFS *Prunella*-Typus (*Prunella vulgaris, Clinopodium vulgare, Thymus ovatus, Salvia pratensis* und *S. glutinosa*) und *Galeopsis*-Typus (*G. bifida* und wahrscheinlich *Physostegia virginiana*)

stimmen anfangs (wenigstens während der beiden ersten Teilungen, vielleicht sogar bis zur vierten) mit der Gruppe II B b SAMUELSSONS überein, schliessen sich aber später der Gruppe II B a an, weil die obersten Zellen zu einem Haustorium werden. *Buddleia curviflora* (DOP 1913, S. 47 und Fig. 2—3) scheint betreffs der Orientierung der Wände völlig mit *Verbascum montanum* (SCHMID 1906, S. 180—182 und Fig. 2—3) übereinzustimmen und gehört somit unter II A c. Bei *Magnolia virginiana* ist die erste Wand transversal, über die Orientierung der folgenden Wände ist nichts bekannt. Dass die erste Wand bei *Heuchera sanguinea* auch transversal ist, geht aus der Angabe GÄUMANNS hervor, dass die Reihenfolge und Lage der Wände auf eine sehr nahe Verwandtschaft mit dem helobialen Endosperm von *Saxifraga* schliessen lässt. Endlich mag erwähnt werden, das PALM und RUTGERS (1917, S. 125) das Vorkommen eines Zellulären Endosperms bei *Aucuba japonica* wahrscheinlich gemacht haben. Über die Orientierung der Wände wird jedoch nichts mitgeteilt.

Unter den oben erwähnten drei Endospermtypen muss der erste als der primitivste betrachtet werden. Innerhalb dieses Typs können deutliche Tendenzen zur Entwicklung im Sinne eines der anderen verspürt werden. *Peperomia* und die Valerianaceen (wenigstens *Centranthus* und *Fedia*) nähern sich der Gruppe II, und *Gunnera* nimmt eine Zwischenstellung zwischen I und II ein. Es verdient auch untersucht zu werden, ob nicht bei den von SAMUELSSON unter II A a erwähnten Solanaceen die Orientierung der ersten Endospermwand weniger bestimmt ist als aus den zur Zeit vorliegenden Untersuchungen ersichtlich ist.

Während der ersten Teilungen sind alle Endospermzellen einander ähnlich. Sie sind ziemlich plasmareich und ihr Plasma ist grösstenteils um den grossen, meistens mehrere Nukleolen enthaltenden Kern gesammelt. Je nachdem die Anzahl der Zellen vermehrt wird, werden die Zellen plasmaärmer und die Kerne kleiner.

Früher oder später tritt ein Unterschied zwischen dem periferen und dem zentralen Teil des Endosperms ein. Die inneren Zellen werden gross und plasmaarm, die äusseren kleiner und plasmareich. Oft bilden die äussersten Zellen eine dunkle und beinahe Epidermisähnliche Schicht. Um den Embryo, besonders um den Suspensor, wird eine Gruppe plasmareicher Zellen gebildet, die stark färbbar sind. Oberhalb der Antipoden kommt bisweilen (*Centranthus macrosiphon*, *Valeriana officinalis*) eine ähnliche Gruppe vor.

Das grosszellige zentrale Gewebe wird bald von dem rasch wachsenden Embryo zerstört, und wenn das Endosperm sein grösstes Volumen erreicht, besteht es beinahe gänzlich aus kleinen, isodiametrischen Zellen.

In der Nähe des Embryo sind die Grenzen zwischen den Zellen diffus und die Zellen leer. Dann folgen 2—4 Schichten, deren Zellen noch deutliche Wände und Kerne besitzen aber arm an Inhalt sind, und die äussersten 10—15 Schichten sind plasmareich und enthalten Proteinkörner. *Fedia cornucopiae* unterscheidet sich von den übrigen untersuchten Arten durch eine kräftige Entwicklung des zentralen, grosszelligen Gewebes, das äussere, kleinzellige Gewebe besteht dagegen nur aus 3—4 Schichten.

Die Reservenahrung des Endosperms besteht grösstenteils aus Fett, das jedoch in Präparaten, die nach den üblichen Methoden angefertigt worden sind, natürlich verschwunden ist. Stärke kommt weder im Endosperm noch im Embryo vor.

Im reifen Samen ist das Endosperm beinahe vollständig vom Embryo verbraucht worden (vgl. VIDAL 1903, S. 601).

Der Embryo.

Die erste Teilung der befruchteten Eizelle findet etwa gleichzeitig mit der ersten Teilung des Endosperms statt. Nur selten habe ich in einem Embryosack ein 4—8-zelliges Endosperm und eine ungeteilte Eizelle gefunden. Das umgekehrte Verhalten kommt nur ganz ausnahmsweise vor. Ich habe jedoch bei *Fedia* einmal einen Embryosack gesehen, dessen Zentralkern noch ungeteilt war, obgleich der Embryo schon 12-zellig geworden war. Die ersten Teilungen folgen einander im Embryo etwas langsamer als im Endosperm.

Die erste Wand verläuft schräg durch die Eizelle und teilt sie in eine obere grössere und eine untere kleinere Zelle (Fig. 45 a, 47). Die folgenden Teilungen sind ziemlich variierend, im allgemeinen werden die Wände in der folgenden Weise angelegt. Die untere Zelle wird in zwei Zellen zerlegt, die beide schematisch gesagt die Form einer Kugelkvadrante haben. Meistens ist die untere dieser Zellen grösser als die obere und wird früher geteilt. Die Wand, die bei dieser Teilung gebildet wird, ist zu den beiden früher gebildeten senkrecht orientiert. Die unterste Zelle wird somit in zwei oktantenförmige Zellen zerlegt. Der Embryo ist jetzt vierzellig geworden. Dieses Stadium wird häufig in den Präparaten angetroffen. Längsschnitte, die parallell zum dritten Wand geführt werden, bieten ein sehr charakteristisches Bild dar (Fig. 48). Die folgenden Teilungen in dem unterhalb der ersten Wand gelegenen Teil des Embryo sind unregelmässig orientiert, anfangs jedoch nicht periklin. Wenigstens während der nächsten Teilungen finden sich am Scheitel des Embryo zwei dreischneidige Zellen, die infolge ihrer Lage an die dreischneidigen Scheitelzellen gewisser Arkegoniaten erinnern.

Durch die erste Teilung in der oberen der beiden ersten Zellen wird eine horizontale Wand gebildet. Diese stösst an der einen Seite an die Aussenwand des Embryo gleich oberhalb oder sogar in der gleichen Höhe wie die erste Wand. In der Zelle unterhalb dieser horizontalen Wand wird eine Wand gebildet, die an die erste in der Mittellinie des Embryo stösst.

Es wird somit eine Zelle gebildet, die im Längsschnitt fünfeckig oder beinahe dreieckig ist (Fig. 49). Diejenigen Wände, die diese Zelle begrenzen, treten auch in ziemlich alten Embryonen deutlich hervor (Fig. 50). Die Zelle oberhalb der horizontalen Wand wird zum Suspensor entwickelt. Sie wird durch horizontale Wände in eine Reihe niedriger Zellen zerlegt. Jede unter diesen wird längs geteilt, weshalb der Suspensor aus zwei Zellreihen gebildet wird (Fig. 53). Er wird später durch

Streckung der Zellen verlängert. Diese Streckung tritt meistens nicht früher ein, als die Cotyledonen angelegt worden sind.

Bei *Valeriana dioica* habe ich einmal einen Embryo gefunden, dessen Suspensor aussergewöhnlich lang und aus nur einer Zellreihe gebildet war (Fig. 52). Überhaupt ist bei allen untersuchten Arten die Länge des Suspensors variierend.

Später wird der Suspensor von den angrenzenden Endospermzellen zerdrückt. Die Degeneration schreitet von oben nach unten fort (Fig. 53). Die untersten Zellen

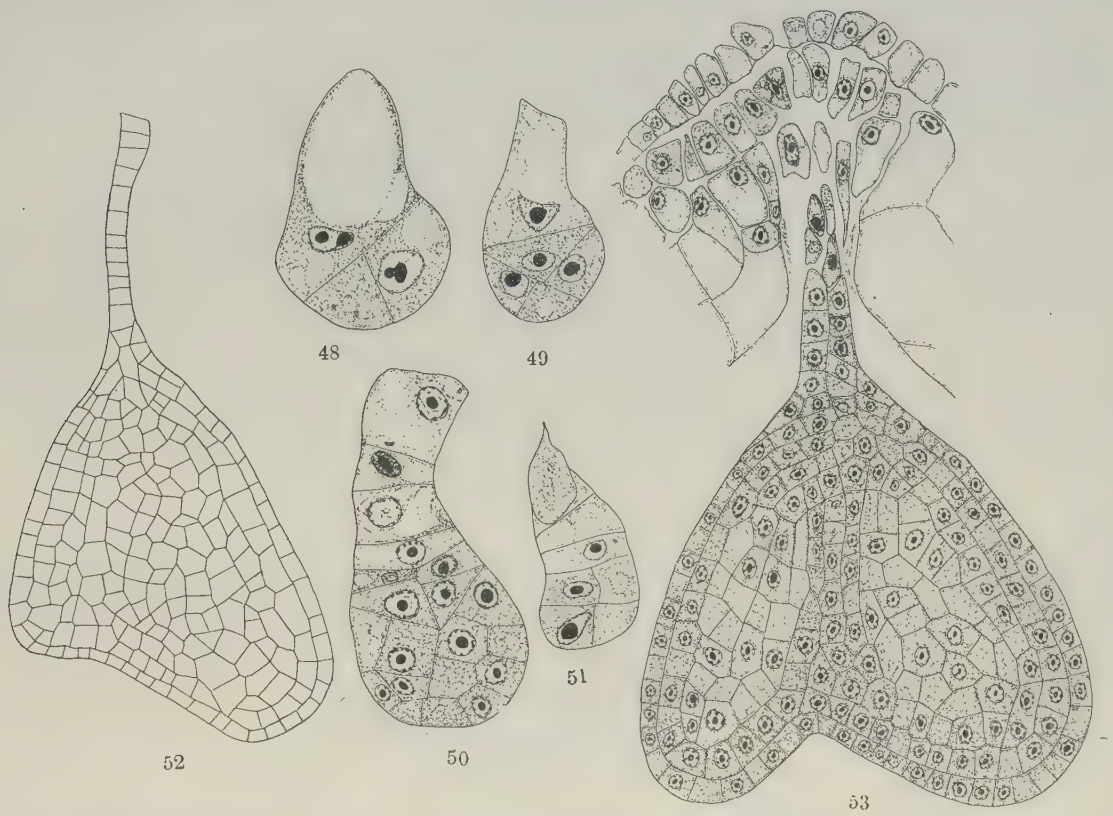


Fig. 48—50. *Centranthus macrosiphon* — Fig. 48. 4-zelliger Embryo. Der Schnitt parallell zur dritten Wand. — Fig. 49. 8-zelliger Embryo. Unterhalb der dreieckigen Zelle drei Wände parallell zur Schnittebene. — Fig. 50. Embryo. Das Dermatogen wird gebildet. — Fig. 51. *Patrinia rupestris*. 7-zelliger Embryo. Die oberste Zelle des Embryo teilweise durch diejenige Synergide, die bei der Befruchtung zerstört wurde, verdeckt. — Fig. 52. *Valeriana dioica*. Embryo. Die Cotyledonen scheinen ungleich gross infolge schräger Schnittrichtung. — Fig. 53. *Centranthus macrosiphon*. Embryo und Teile der Mantelschicht und des Endosperms. Suspensor teilweise zerstört. — Fig. 48—51. Vergr. 480, Fig. 52, 53. Vergr. 280.

persistieren und bilden die Wurzelhaube. Erst wenn der Embryo schon aus 30—40 Zellen besteht, wird durch perikline Teilungen das Dermatogen abgetrennt. Diese Teilungen beginnen am Scheitel des Embryo (Fig. 50). Die Differenzierung des Pleroms und des Periblems wird viel später vollzogen. Die Zellen des Embryo sind von Anfang an reich an Fett und Eiweisskörpern, und werden somit von Hämatoxylin stark gefärbt.

Abweichungen von dem oben dargestellten Entwicklungsgang werden häufig gefunden. Sie sind meistens dadurch bedingt, dass die beiden ersten Wände nicht senkrecht zu einander stehen. Dadurch, wie auch durch eine unsymmetrische Form

der Eizelle, wird die Form der ersten Zellen oft weniger regelmässig. Auch die Grössenverhältnisse können variieren. Nach der Bildung der dritten Wand ist bisweilen die unterste Zelle beinahe halbkugelförmig. In solchen Fällen ist noch eine Teilung erforderlich, ehe die äussersten Zellen die Oktantenform erhalten. Bisweilen wird die mittlere der ersten drei Zellen grösser als die unterste und teilt sich dann früher als diese. Die beiden oktantenförmigen Zellen am Scheitel des Embryo und die drei- oder fünfeckige Zelle unterhalb der horizontalen Wand sind trotz aller Variationen doch fast immer in den jungen Embryonen deutlich zu erkennen. Die Oktantenform der ersten ist an sich nicht befremdend. Bei den meisten Angiospermenembryonen besitzen die vier untersten Zellen der Embryokugel vor der Abtrennung des Dermatogens diese Form. Ihr Platz und die Richtung der Wände, die sie begrenzen, sind aber eigentümlich. Diese Umstände und die auffällige Form der schon mehrmals erwähnten Zelle unterhalb der ersten horizontalen Wand sind von der schrägen Orientierung der ersten Wand abhängig. Die Orientierung dieser Wand, die Abtrennung des Suspensors von dem eigentlichen Embryo erst, nachdem dieser 3—4 Teilungen durchgemacht hat, und die späte Ausbildung des Dermatogens sind die am meisten charakteristischen Züge der Entwicklungsgeschichte des Valerianaceenembryo. Eine ähnliche Orientierung der ersten Wand ist von Cook (1902) bei *Castalia odorata* und *Nymphaea advena* beobachtet worden. Bei diesen, besonders bei der letzten, sind jedoch die ersten Teilungen unregelmässiger als bei den Valerianaceen, und in Bezug auf die folgenden Teilungen, besonders auf die Entwicklung des Suspensors, sind sie ganz verschieden. In den beiden anderen erwähnten Punkten liegt eine Ähnlichkeit mit dem *Alisma*-Typus (Coulter & Chamberlain 1903, S. 188—190) vor, im übrigen ist jedoch der Embryo der Valerianaceen von diesem Typus völlig verschieden.

Endlich mag erwähnt werden, dass *Patrinia rupestris* sich bezüglich der Embryobildung von den übrigen untersuchten Arten unterscheidet. Bei dieser Art sind die ersten Wände transversal, wodurch ein Proembryo gebildet wird, der dem der meisten Angiospermen ähnlich ist (vgl. z. B. Famintzin 1879). In der apikalen Zelle können die Teilungen etwa wie oben beschrieben wurde, stattfinden, oder die zwei untersten Zellen werden durch vertikale Wände geteilt (Fig. 51). Der Embryo von *Patrinia* kann somit bezüglich der ersten Stadien mit dem *Capsella*- und dem *Alisma*-Typus übereinstimmen. Es ist mir nicht gelungen festzustellen, ob die folgende Entwicklung einem dieser Typen folgt.

Veränderungen in übrigen Teilen der Samenanlage nach der Befruchtung.

Die *Mantelschicht* grenzt beinahe längs des ganzen Embryosackes unmittelbar an die äusserste Schicht des Endosperms. Nur an dem untersten Teil des Embryosackes wird sie davon durch einige wenige persistierende Zellen der Nuzellusbasis getrennt. Nach der Befruchtung wird die Anzahl der Zellen der Mantelschicht nicht vermehrt. Die Mantelschicht bleibt dadurch zusammenhängend, dass ihre Zellen,

während der Embryosack wächst, in tangentialer Richtung gestreckt werden. Sie werden bald isodiametrisch und endlich oft sogar tafelförmig. Noch zur Zeit, wenn das Endosperm seine maximale Grösse erreicht hat, kann die Mantelschicht deutlich erkannt werden, obgleich sie dann oft stark zusammengedrückt erscheint. Im reifen Samen ist sie völlig verschwunden.

Die Antipoden sind während der ersten Teilungen des Endosperms völlig gesund und oft ziemlich gross, besonders bei den *Valerianella*-Arten (Fig. 46 b). Sie werden oft ziemlich bald zusammengedrückt, aber können doch ebenso lange wie die Zellen der Mantelschicht erkannt werden.

Die Chalazaregion hat bei den einzelnen Gattungen ein etwas verschiedenes

Fig. 54. *Centranthus macrosiphon.* Chalazateil einer Samenanlage mit jungem Endosperm. Vergr. 480.

Aussehen. Bei *Centranthus macrosiphon* beginnt zur Zeit der Befruchtung eine kleine Partie unmittelbar unterhalb des Embryosackes eine von der Umgebung abweichende Struktur anzunehmen. Die Zellen werden kleiner und sehr plasmaarm, während die Kerne unverändert bleiben. Die Wände werden ein wenig verdickt (Fig. 54). Dieses Gewebe erinnert in Betreff seiner Lage und seines Aussehens an die von Van Tieghem (1901 I) bei einigen Pflanzen beschriebene Hypostase. Bei *Centranthus* sind jedoch die Wände nicht verholzt, sondern geben mit Chlorzinkjod eine deutliche Zellulosereaktion. Die ganze Zellengruppe wird zerdrückt, ehe das Endosperm völlig entwickelt ist. Die Wände sind sehr resistent und bewirken, dass das betreffende Gewebe als eine Masse mit faden- oder netzähnlicher Struktur noch in beinahe reifen Samen wahrgenommen werden kann. Ob dieses Gewebe Hypostase genannt werden

soll, mag dahingestellt werden, jedenfalls würde es nur eine sehr schwach entwickelte solche darstellen.

VAN TIEGHEM glaubt bekanntlich, die Funktion der Hypostase sei, das Endosperm zu verhindern, nach unten zu wachsen. Es ist ja möglich, dass bei *Centranthus* eine solche Aufgabe den verdickten Zellenwänden des genannten Gewebes zukommt. Es scheint mir jedoch nicht ganz leicht zu verstehen, weshalb ein derartiges Hindernis gerade an diesem Punkt notwendig sein sollte. Wenn man sich der Ansicht WESTERMAIERS (1890) u. a. anschliesst, dass die Antipoden Organe mit haustorieller Funktion seien, die die Aufgabe hätten, dem Embryosack Nährstoffe aus den umgebenden Teilen der Samenanlage zuzuführen, kann man ja verstehen, dass ein besonderes Organ erforderlich sei, um in späteren Stadien eine übermässig starke Resorption des Chalazagewebes zu verhüten. LÖTSCHER, der die Ansichten WESTERMAIERS angenommen und weiter entwickelt hat, hat drei Antipodentypen aufgestellt (LÖTSCHER 1905), deren jedem er eine bestimmte Funktion zuschreibt. Die Antipoden der Valerianaceen dürften im Schema LÖTSCHERS am besten als Zwischenglieder der Gruppen II und III eingeteilt werden. Ihre Funktion wäre demnach nach der Auffassung des genannten Forschers wenigstens teilweise haustoriell. Indessen ist gegen die Betrachtungsweise WESTERMAIERS und LÖTSCHERS eine Kritik gerichtet worden, vor allem von HUSS (1906), der durch Untersuchungen, die teilweise an denselben Pflanzen wie die WESTERMAIERS ausgeführt wurden, zu einer entgegengesetzten Ansicht gekommen ist.

Bei *Fedia* ist das hypostasenähnliche Gewebe viel schwächer ausgebildet als bei *Centranthus*. Meistens kann es jedoch deutlich wahrgenommen werden.

Bei *Valeriana*, *Valerianella* und *Patrinia* habe ich kein solches Gewebe gefunden. Bisweilen besitzen bei *Valeriana officinalis* einige Zellen unterhalb des Embryosackes schwach verdickte Wände.

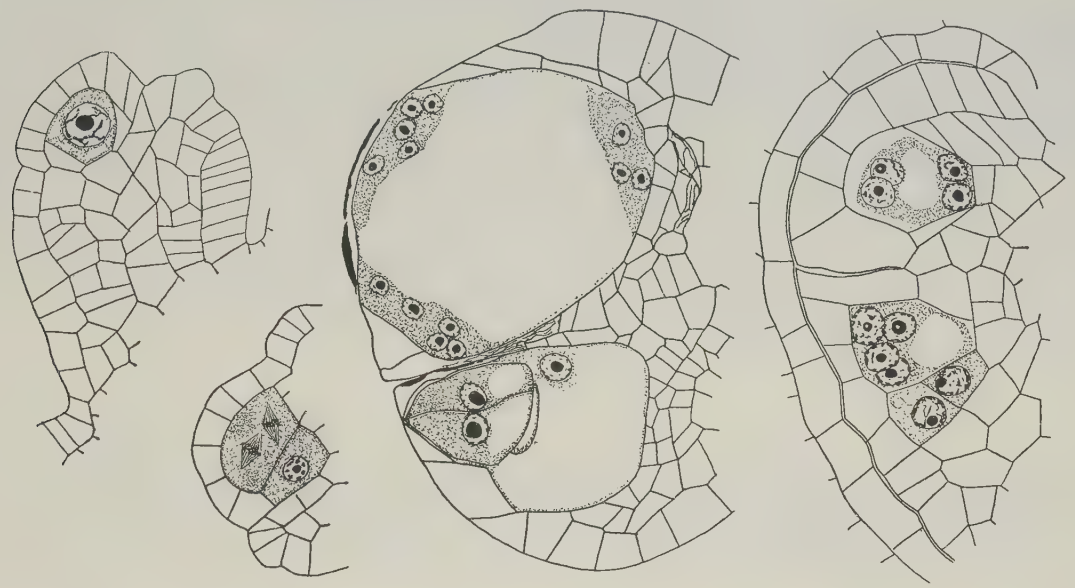
Die Samenschale besteht im reifen Samen aus einer einzigen Zellenschicht. Unter derselben liegen deutliche Spuren einer oder mehrerer zerdrückter Schichten. Die Degeneration des Integumentengewebes beginnt an der Mantelschicht und schreitet in zentrifugaler Richtung fort. Die Samenschale ist mit einer ziemlich dicken Kutikula versehen, ihre Zellwände sind aber kaum verdickt. Ihre schützende Funktion ist von der kräftig gebauten Fruchtwand übernommen worden. Die Struktur dieser ist von VIDAL (1903) ausführlich beschrieben worden.

Die rudimentären Samenanlagen in den sterilen Fruchtknotenfächern.

Wie oben erwähnt wurde, werden in den sterilen Fächern Samenanlagen angelegt, die jedoch nie Embryonen ausbilden, sondern früher in einem mehr oder weniger vorgeschrittenen Stadium degenerieren. Betreffend ihrer Form und der Entwicklungsstufe, die von ihnen erreicht wird, gibt es innerhalb der einzelnen Gattungen oder sogar Arten erhebliche Variationen.

Valeriana. Innerhalb dieser Gattung werden die grössten und am besten entwickelten Rudimente und auch die grössten Variationen ihres Baues angetroffen.

Valeriana saliunca. Von dieser Art hat mir leider nur Herbarmaterial zur Verfügung gestanden. Ich kann deshalb nur sehr unvollständige Angaben liefern. In jedem der sterilen Fächer gibt es ein grosses Rudiment, das bisweilen einen schmalen, Funiculus-ähnlichen Teil besitzt. Im Innern des dickeren Teiles befindet sich eine Gewebepartie, die stark farbenspeichernde Zellen enthält. Ich habe nicht nähere Aufschlüsse über ihre Natur erhalten können, halte es aber für wahrscheinlich, dass es sich um einen Embryosack handelt.



55 56 57 58

Fig. 55. *Valeriana montana.* Rudimentäre Samenanlage eines der sterilen Fächer. — Fig. 56. *Valeriana montana.* Rudimentäre Samenanlage. Embryosackmutterzelle und homotypische Teilung. — Fig. 57. *Valeriana alliariifolia.* Zwei rudimentäre Samenanlagen eines sterilen Faches. — Fig. 58. *Valeriana officinalis.* Steriles Fruchtknotenfach mit zwei rudimentären Samenanlagen. — Fig. 55—58. Vergr. 480.

Valeriana montana. Bei dieser Art sind die rudimentären Samenanlagen erheblich kleiner als bei der vorigen. Sie werden an den Innenwänden der sterilen Fächer als kleine halbkugelförmige Höcker angelegt. Sie werden bald länger und in ihrem Scheitel wird eine kleine Gruppe von Archesporzellen differenziert. Dicht unterhalb derselben entsteht an der Fläche der Samenanlage ein ringförmiger Wulst, der sicherlich ein rudimentäres Integument darstellt. Dieses bleibt im allgemeinen klein und wenig auffallend. Bisweilen wird es jedoch ziemlich gross (Fig. 55) und ist dann auf der einen Seite besser entwickelt als auf der anderen. Die Samenanlage bleibt meistens während ihrer ganzen Entwicklung gerade. Nur selten habe ich eine Biegung um etwa 90° beobachtet. Bemerkenswert ist, dass das Integument nach der einen Seite stärker wächst als nach der anderen, obgleich die Form und die Orientierung der Samenanlage wie auch die Grösse des Fruchtknotenfaches ihrer allseitigen Entwicklung kein Hindernis darbieten. Es ist nach der Seite am besten entwickelt, die,

wenn die Samenanlage eine gleich grosse apotrope Umbiegung wie die fertile ausführen würde, gegenüber der Raphe zu liegen käme. Diejenige Seite des Integumentes, die bei der fertilen Samenanlage am grössten ist, ist es auch bei den rudimentären.

Eine oder mehrere Archesporzellen werden vergrössert, und in ihren Kernen treten bald die Prophasenstadien der heterotypischen Teilung ein. Oft können schon in diesem Stadium deutliche Degenerationserscheinungen beobachtet werden, und das ganze Archesporgewebe wird oft zerstört, ehe irgend eine Teilung durchgemacht worden ist. In denjenigen Embryosackmutterzellen, die weiter entwickelt werden, wird nach der heterotypischen Teilung keine Wand gebildet. Die beiden Dyadenkerne machen sogleich die homotypische Teilung durch (Fig. 56). Es ist mir nicht gelungen, bei dieser Teilung die exakte Chromosomenzahl festzustellen. In der obersten der in der Figur 56 abgebildeten Spindeln kann sie jedoch auf etwa 16 geschätzt werden. Es dürfte somit sicher sein, dass hier wirklich eine Reduktionsteilung vorliegt. Bei der Embryosackentwicklung liegt hier somit eine Reduktionsteilung vor, bei der aber keine Tetrade gebildet wird. Dieses Verhältnis stellt eine sehr auffallende Abweichung von der Embryosackentwicklung in der fertilen Samenanlage dar. Bald nach der homotypischen Teilung degeneriert der Embryosack. Ich habe nie mehr als vier Kerne in einem Embryosack finden können. Diese liegen immer frei im Plasma, und irgend welche Zeichen einer Zellenbildung kommen nie vor. Es ist somit nicht möglich, diese Embryosäcke in einen der von Palm (1915) aufgestellten Typen einzuteilen. So weit die Entwicklung verläuft, stimmt sie mit den *Plumbagella*,- *Lilium*- und *Peperomia*-Typen überein. Oft findet man in einer Samenanlage zwei oder drei vierkernige Embryosäcke. Die Entwicklung der Samenanlagen der sterilen Fächer geht immer etwas langsamer als der der fertilen Samenanlage vor sich. Wenn die Tetrade fertig ist, werden meistens heterotypische Prophasenstadien in den rudimentären Samenanlagen angetroffen.

Valeriana alliariifolia. Die rudimentären Samenanlagen sind bei dieser Art bezüglich des somatischen Gewebes noch mehr reduziert als bei der vorigen. Jede Spur eines Integumentes fehlt und die Form der Samenanlage macht jede Umbiegung unmöglich. Die Samenanlage stellt einen Höcker dar, der mit breiter Basis ohne irgend eine Andeutung eines Funiculus mit der Wand des Faches zusammenhängt. Das Archespor ist mehrzellig und wird oben und seitlich von einer einschichtigen Epidermis umgeben. Meistens finden sich zwei Samenanlagen in jedem der sterilen Fächer. Sie sind dann stark gegen einander abgeplattet (Fig. 57) und bilden zusammen einen etwa halbkugelförmigen Körper, der das Fach vollständig ausfüllt. Oft werden mehrere Archesporzellen entwickelt und ihre Kerne werden geteilt. Es ist mir nicht gelungen, die Chromosomenzahl bei dieser Art festzustellen. Indessen werden häufig völlig typische Synapsisstadien angetroffen und somit dürfte eine Reduktionsteilung vorliegen. Irgend ein Grund, das Gegenteil zu vermuten liegt nicht vor. Gleich wie bei *V. montana* werden die meiotischen Teilungen von einer Zellenbildung nicht begleitet. Die Embryosäcke degenerieren aber nicht so früh, weshalb ihre weitere Entwicklung bei dieser Art verfolgt werden kann.

Nach der homotypischen Teilung enthält der Embryosack gleich wie bei *V. montana* vier freie Kerne. Alle diese dürften immer geteilt werden. Nach dieser Teilung kann Zellenbildung eintreten. In diesem Fall wird somit ein Embryosack gebildet, der dem *Lilium*-Typus folgt. Der obere Teil eines solchen ist in der Figur 57 dargestellt. Es gibt hier einen oberen Polkern, und einen Eiapparat, dessen drei Zellen alle synergidenähnlich sind. In der Anordnung der Zellen und der Kerne gibt es nichts bemerkenswertes. In dem entgegengesetzten Ende desselben Embryosackes liegen der untere Polkern und drei einkernige Antipoden. Diese Entwicklung, die zur Bildung eines achtkernigen Embryosackes führt, kommt indessen selten vor. Beinahe immer treten noch eine oder zwei Teilungen ein. Nach einer Teilung werden nicht selten Zellen gebildet, und die dadurch entstandenen Embryosäcke müssen wegen ihrer Entwicklungsgeschichte dem *Peperomia*-Typus zugezählt werden. Die Lage der Zellen und der Kerne ist sehr unregelmässig. Zwar kann fast immer eine Bipolarität wahrgenommen werden. Auch werden Zellen, die normalen Eizellen, Synergiden und Antipoden ähnlich sind, an zu erwartenden Stellen angetroffen, aber die Ähnlichkeit mit einem Embryosack z. B. einer *Peperomia* oder *Gunnera* ist sehr klein. Die vierte Kernteilung scheint indessen nicht immer regelmässig zu verlaufen, denn eine abweichende Anzahl der Kerne (14—18) wird oft angetroffen. Das Vorkommen überzähliger Kerne ist dadurch bedingt, dass die »Antipodenkerne» nach vollendeter Zellenbildung sich teilen (vgl. den Embryosack der fertilen Samenanlage). Eine geringere Zahl als 16 könnte dadurch zustande kommen, dass ein oder mehrere Kerne die vierte Teilung nicht durchmachen, oder auch durch eine frühzeitige Degeneration eines der 16 Kerne. Die Epidermis der Samenanlagen wird meistens in diesem Stadium desorganisiert, und es ist sehr schwierig einen degenerierenden Kern des Embryosackes von einem der Epidermis zu unterscheiden. Leider habe ich nie das Stadium der 16 freien Kerne gefunden, was sicherlich dadurch bedingt wird, dass die Zellenbildung sehr schnell vollzogen wird. Teilungsstadien fehlen in meinem Material vollständig.

In den meisten Embryosäcken tritt vor der Zellenbildung noch eine Kernteilung ein. Man möchte somit einen 32-kernigen Embryosack erwarten, und dieser Embryosack wäre somit durch 5 Teilungen des Kerns der Embryosackmutterzelle gebildet. Ein solcher Typus eines Embryosackes ist bis jetzt bei keiner Pflanze gefunden worden. Die Existenz eines solchen dürfte jedoch nicht unwahrscheinlich sein, vgl. das von Palm (1915, S. 204) gelieferte Schema der bekannten Embryosacktypen. Indessen ist es mir nicht gelungen, einen Embryosack zu finden, der sicher 32 Kerne enthält. Dies hängt teils davon ab, dass die Kerne bald zu degenerieren anfangen, zum grössten Teil aber davon, dass es nach der Zellenbildung sehr schwierig ist zu entscheiden, welche Kerne dem einen oder dem anderen von zwei angrenzenden Embryosäcken gehören. Bei Versuchen, die Kerne eines Embryosackes zu zählen, wird das Resultat meistens 29—31. Dass die Zahl hinter 32 zurückbleibt, deutet an, dass nicht alle Kerne die fünfte Teilung durchmachen. Die durch 5 Teilungen gebildeten Embryosäcke sind noch unregelmässiger gebaut als die durch 4 Teilungen gebildeten. Meistens liegen in dem basalen Ende des Embryo-

sackes einige antipodenähnliche Zellen. In diesen treten oft Kernteilungen ein, wodurch die Zahl der Kerne eines Embryosackes bis auf etwa 50 vermehrt werden kann. Ein Eiapparat wird nicht gebildet. Zellen, die Eizellen ähnlich sind, gibt es zwar, sie liegen indessen unregelmässig in dem Embryosack zerstreut. Die Kerne, um welche Zellen nicht gebildet werden, verschmelzen und bilden einige grosse Kerne. Sie sind dadurch als Polkerne zu erkennen. Die Zellenbildung vollzieht sich sehr rasch. Ich habe nur einmal freie Kerne beobachtet und in diesem Fall war die Zahl der Kerne in auffallender Weise reduziert. Der betreffende Embryosack ist in der Figur 57 abgebildet. Jede der drei Kerngruppen enthält 8 Kerne, der ganze Embryosack demnach 24. Seine Entwicklung kann in folgender Weise angenommen werden. Nach der ersten Teilung ist ein Kern an jedes Ende des Embryosackes gewandert. In dem distalen Ende sind dann 4 und in dem proximalen 3 Teilungen eingetreten. Ausserdem sind die distalen Kerne in zwei Gruppen geteilt worden, wahrscheinlich gleich nach der zweiten Teilung. Dieser Embryosack dürfte sich somit zu dem 32-kernigen so verhalten, wie die gelegentlich — z. B. bei *Paphiopedilum insigne*, *Orchis morio* (AFZELIUS 1916) und anderen Orchideen — auftretenden 6-kernigen zu den gewöhnlichen 8-kernigen. Unter den Embryosäcken der rudimentären Samenanlagen und denen der fertilen Samenanlage besteht bei dieser Art eine auffallende Gleichzeitigkeit der Entwicklung. Das Synapsis-Stadium tritt gleichzeitig ein. Wenn die Tetrade in der letzteren fertig ist, sind die Embryosäcke der ersteren vierkernig, und die Zellenbildung wird gleichzeitig in den 32-kernigen Embryosäcken der rudimentären Samenanlagen und im 8-kernigen der fertilen vollzogen.

Valeriana officinalis und *V. phu* stimmen der Hauptsache nach mit *V. alliariifolia* überein. Bei *V. officinalis* habe ich bisweilen gute Präparate des Vierkernstadiums bekommen (Fig. 58). Wie gewöhnlich wird in der Mitte des jungen Embryosackes eine Vakuole gebildet. Meistens liegen im Vierkernstadium zwei Kerne an ihrer Distalseite und zwei an ihrer Proximalseite. Bisweilen kommt es jedoch vor, dass alle vier Kerne an der gleichen Seite liegen (Fig. 58). Diese Abweichung ist von den meisten wahrgenommen worden, die Embryosäcke untersucht haben, die dem *Lilium*-Typus folgen. Es scheint, als ob solche in dieser Hinsicht mehr als die dem Normaltypus folgenden variierten.

Valeriana dioica. Bei dieser Art sind die rudimentären Samenanlagen der sterilen Fächer klein und degenerieren bald. Irgend ein Archesporgewebe habe ich nicht gefunden.

In den männlichen Blüten dieser Art findet man ein grosses Rudiment einer Samenanlage. Leider haben mir nicht genügend junge Blüten zur Verfügung gestanden. Ich habe deshalb die Samenanlage nur beinahe vollständig degeneriert gesehen und kann nur erwähnen, dass sie hängend und mit einem deutlichen Funiculus versehen ist.

Valerianella. Innerhalb dieser Gattung sind die rudimentären Samenanlagen weniger interessant als bei *Valeriana.* Sie bleiben oft an Grösse nicht weit hinter

denen der *Valeriana alliariifolia* zurück, ihr fertiles Gewebe ist aber sehr reduziert oder fehlt sogar vollständig.

Nur bei *Valerianella coronata* werden immer 1—2 Archesporzellen angetroffen. Ihre Kerne können ein oder zweimal geteilt werden, ehe sie degenerieren. Die Teilungen sind von Zellenbildung nicht begleitet. Ob Reduktionsteilung vorliegt ist mir nicht gelungen zu entscheiden. Bei *Valerianella olitoria* habe ich bisweilen eine oder einige wenige Archesporzellen angetroffen. Nach meinem Material zu urteilen, sind die Samenanlagen jedoch bei dieser Art meistens und bei *Valerianella rimosa*, *V. eriocarpa* und *V. vesicaria* sogar immer nur undifferenzierte Höcker, deren morphologischer Wert nur durch einen Vergleich mit *V. coronata* und den *Valeriana*-Arten festgestellt werden kann. Famillер (1896, S. 161) giebt jedoch an, dass er in einem der sterilen Fächer bei *V. olitoria* und *V. eriocarpa* eine Samenanlage mit einem deutlichen Embryosack gefunden hat.

Fedia cornucopiae. Bei dieser Art findet sich in jedem der sterilen Fächer eine rudimentäre Samenanlage, die entweder länglich und schräg nach unten gerichtet oder kurz und beinahe horizontal ist. Ihre Grösse ist sehr variabel und bisweilen fehlt sie vollständig. Irgend eine Gewebedifferenzierung habe ich nicht gefunden.

Patrinia rupestris hat in jedem der sterilen Fächer eine grosse rudimentäre Samenanlage, bei der ich nie irgend ein fertiles Gewebe gefunden habe.

Aus dem oben gesagten geht hervor, dass die Samenanlagen in den sterilen Fächern bei den einzelnen Arten verschieden stark reduziert sind. Nur bei *Valeriana saliunca* können sie eine Form haben, die einigermassen an eine normale, anatrope Samenanlage erinnert. Bei den anderen untersuchten Arten ist ihre Form von der der fertilen Samenanlagen sehr verschieden. Auch wenn sie ziemlich gross sind, zeigt die Gewebedifferenzierung starke Reduktion. In dieser Beziehung sind es die oft relativ grossen Rudimente bei *Fedia*, *Patrinia* und einigen *Valerianella*-Arten, bei denen dieser Vorgang am weitesten fortgeschritten erscheint.

Das Archespor wird in der fertilen Samenanlage wenigstens oft mehrzellig angelegt, aber nur selten gelangt mehr als eine Zelle — die Embryosackmutterzelle — zur Tetradenteilung. In den Samenanlagen der sterilen Fächer findet man aber oft mehrere gleich stark entwickelte Archesporzellen, von denen oft zwei oder mehrere zu Embryosäcken entwickelt werden. Wahrscheinlich sind bei den Stammeltern der Valerianaceen alle Samenanlagen gleich gewesen. Während die definitive Embryosackmutterzelle der fertil gebliebenen Samenanlage durch ihren starken Zuwachs die Entwicklung der übrigen Archesporzellen verhindert, haben diese in den reduzierten Samenanlagen, nachdem der Embryosack funktionslos wurde und somit nicht so viel Raum und Nahrung wie früher bedurfte, grössere Möglichkeit bekommen, sich zu entwickeln. Der abweichende Verlauf der Entwicklung des Embryosackes in den Samenanlagen der sterilen Fächer wäre wohl von der normalen Entwicklung des Embryosackes (d. h. in diesem Fall dem Normaltypus) abzuleiten, indem die Zellenbildung nach den meiotischen Teilungen ausgeschaltet wurde und alle vier Kerne sich weiter teilten. Werden dabei gleich viele Teilungen ausgeführt, wie in der fertilen Samenanlage, muss ein 32-kerniger Embryosack entstehen. Wird die letzte

Teilung ausgeschaltet, wird ein 16-kerniger Embryosack gebildet. In diesen beiden Fällen geht indessen den Kernen die Fähigkeit ab, einen normalen Embryosack zu bilden. Statt dessen entstehen teratologische Bildungen, die jedoch ihren Charakter von Embryosäcken deutlich zeigen. Durch Unregelmässigkeiten bei der letzten Teilung wird oft die Zahl der Kerne eine andere als die erwartete. Erst wenn noch eine Teilung ausgeschaltet wird, also wenn nur 8 Kerne gebildet werden, kann ein Embryosack von normaler Struktur gebildet werden.

Litteraturverzeichnis.

1916. Afzelius, K., Zur Embryosackentwicklung der Orchideen. Sv. Bot. Tidskr., 10.
1919. ——, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gloriosa*. — Acta Horti Bergiani, 6.
1858. Agardh, J. G., Theoria Systematis Plantarum. — Lund.
1899. Balicka-Iwanowska, Gabrielle, Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certain Gamopétales. — Flora, 86.
1901. Billings, F. H., Beiträge zur Kenntniss der Samenentwickelung. — Flora, 88.
1854. Buchenau, F., Ueber die Blüthenentwickelung einiger Dipsaceen, Valerianeen und Compositen. — Abh. d. Senckenb. Naturf. Ges., I.
1899. Campbell, D. H., Notes on the structure of the embryo-sac in *Sparganium* and *Lysichiton*. — Bot. Gaz., 27.
1900. ——, Studies on the Araceae. — Annals of Botany, 14.
1901. ——, The Embryo-Sac of Peperomia. — Annals of Botany, 15.
1903. ——, Studies on the Araceae. The Embryo-sac and Embryo of *Aglaonema* and *Spathicarpa*. — Annals of Botany 17.
1905. ——, Studies on the Araceae III. — Annals of Botany, 19.
1911. ——, The Embryo-sac of Pandanus. — Annals of Botany 25.
1878. Capus, G., Anatomie du tissu conducteur. — Ann. sci. nat. bot., (6), 6.
1895. Chamberlain, C. J., Contributions to the Embryology of *Aster Novæ-Angliæ*. — Bot. Gaz., 20.
1872. Chatin, J., Études botaniques, chimiques et médicales sur les Valérianées. — Paris.
1902. Cook, M. T., Development of the Embryo-sac and Embryo of *Castalia odorata* and *Nymphaea advena*. — Bull. Torr. Bot. Club, 24.
1903. Coulter, J. M. and Chamberlain, C. J., Morphology of Angiosperms. — New York.
1915. Dahlgren, K. V. O., Über die Embryologie von *Acicarpha tribuloides* Juss. — Sv. Bot. Tidskr., 9.
1916. ——, Zytologische und embryologische Studien über die Reihen *Primulales* und *Plumbaginales*. K. Sv. Vet. Ak. Handl., B. 56, N:o 4.
1920. ——, Compositéernas embryologi. (Vortrag). — Sv. Bot. Tidskr., 14.
1913. Dop, P., Recherches sur le développement et la nutrition du sac embryonnaire et de l'endosperme des *Buddleia*. — Bull. Soc. Bot. France., 60.
1875. Eichler, A. W., Blüthendiagramme, I. — Leipzig.
1908. Ernst, A., Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. — Ber. deutsch. Bot. Ges., 26.
1909. Ernst, A., und Schmid, E., Embryosackentwicklung und Befruchtung bei *Rafflesia Patma* Bl. — Ber. deutsch. Bot. Ges., 27.
1896. Familler, I., Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane. — Flora, 82.
1879. Famintzin, A., Embryologische Studien. — Mém. Ac. Imp. Sci. Petersbourg. (7), 26, 10.
1902. Ferraris, T., Ricerche embriologiche sulle Iridacee I. Embriologia del *G. Romulea* Maratti. — Ann. R. Istit. Bot. Roma, 9.
1880. Fischer, A., Zur Kenntniss der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. — Jen. Zeitschr. f. Naturw., 14.
1914. Fisher, G. C., Seed development in the genus *Peperomia*. — Bull. Torr. Bot. Club, 41.

1912. Frisendahl, A., Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria germanica* Desv. — K. Sv. Vet. Ak. Handl. B. 48, N:o 7.
1891. I. Fritsch, K., *Caprifoliaceae* in Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien.
1891. II. Fritsch, K., *Adoxaceae* in Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien.
1918. Gäumann, E., Über die Entwicklungsgeschichte einiger Saxifragazeen. Vorläufige Mitteilung. — Sv. Bot. Tidskr., 12 s. 268.
1887. Goebel, K., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. — Schenks Handbuch der Botanik III. — Breslau.
1898—1901. ——, Organographie der Pflanzen. — Jena.
1899. Goldflus, Mathilde, Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les composées. — Journ. Bot., 13.
1906. Graebner, P., Die Gattungen der natürlichen Familie der Valerianaceae. — Englers Jahrb., 37.
1901—1902. Guéguen, F., Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames. — Journ. Bot., 15—16.
1903. Guérin, P., Sur le sac embryonnaire et en particulier les antipodes des Gentianes. — Journ. Bot., 17.
1882. Guignard, L., Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. — Ann. sci. nat. bot., (6), 13.
1893. ——, Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. — Journ. Bot., 7.
1900. ——, L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. — Ann. sci. nat. bot., (8), 6.
1901. ——, La double fécondation dans le maïs. — Journ. Bot., 15.
1908. Haberman, A., Der Fadenapparat in den Synergiden der Angiospermen. — Beih. Bot. Centralbl. 20: 1.
1911. Hague, Stella M., A morphological study of *Diospyros virginiana*. — Bot. Gaz., 52.
1891. Henslow, G., On the Vascular Systems of Floral Organs, and their Importance in the Interpretation of the Morphology of Flowers. — Journ. Linn. Soc. Bot., 21.
1858. Hofmeister, W., Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. — Pringsh. Jahrb., 1.
1861. ——, Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Abhandl. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss., 7.
1916. Holmgren, I., Apogamie in der Gattung *Eupatorium*. Sv. Bot. Tidskr., 10.
1919. ——, Cytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. K. Sv. Vet. Ak. Handl. B. 40, N:o 7.
1873. Huisgen, F., Untersuchungen über die Entwickelung der Placenten. Diss., Bonn.
1906. Huss, H. A., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. Beih. Bot. Centralbl. 20: 1.
1913. Jacobsson-Stiasny, Emma. Die spezielle Embryologie der Gattung *Sempervivum* im Vergleich zu den Befunden bei anderen *Rosales*. — Denkschr. Wiener Ak., 89.
1900. Johnson, D. S., On the endosperm and embryo of *Peperomia pellucida*. — Bot. Gaz., 30.
1880. Jönsson, B., Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. — Lunds Univ. Årsskr., 16.
1881. ——, Ytterligare bidrag till kännedomen om Angiospermernas embryosäckutveckling. — Bot. Not.
1907. Juel, H. O., Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. — Nova Acta reg. soc. scient. Ups. (IV), 1, 9.
1914. ——, Über den Bau des Gynäceums bei *Parinarium*. — Ark. Bot., 14, 7.
1915. ——, Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. — Pringsh. Jahrb., 56.
1896. Koernicke, M., Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von *Triticum*, mit besonderer Berücksichtigung der Kerntheilungen. — Verh. d. naturh. Ver. d. preuss. Rheinl. Westf. u. d. Reg.-Bez. Osnabrück., 53. — Bonn.
1918. Kratzer, J., Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen auf Grund ihrer Samenentwicklung. — Flora, 110.
1864. Krok, Th. O. B. N., Anteckningar till en monografi öfver växtfamiljen *Valerianeae*. 1. *Valerianella*, Hall. — K. Sv. Vet. Ak. Handl. B. 5, N:o 1.
1910. Kuwada, Y., A Cytological Study of *Oryza sativa* L. — Bot. Mag. Tokyo, 24.
1909. Lagerberg, T., Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa moschatellina* L. — K. Sv. Vet. Ak. Handl. B. 44, N:o 4.
1900. Land, W. J. G., Double fertilization in *Compositæ* — Bot. Gaz., 30.
1903. Laurent, M., Sur la formation de l'œuf et la multiplication d'une antipode dans les Joncées. — C. R. Ac. Sci. 157. Paris.
1904. ——, Recherches sur le développement des Joncées. — Ann. sci. nat. bot., (8), 19.
1899—1902. Lloyd, F. E., The comparative embryology of the *Rubiaceae*. Mem. Torr. Bot. Club, 8.

1905. Lötscher, K., Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. — Flora, 94.
1913. Magnus, W., Die atypische Embryonalentwicklung der Podostemaceen. — Flora, 105.
1914. Maneval, W. E., The development of *Magnolia* and *Liriodendron*, including a discussion of the primitiveness of the *Magnoliaceae*. — Bot. Gaz., 57.
1900. Merrell, W. D., A contribution to the life history of *Silphium*. — Bot. Gaz., 29.
1915. Michell, M. R., The Embryo Sac and Embryo of *Striga lutea*. — Bot. Gaz., 59.
1908. Modilewski, J., Zur Embryobildung von *Gunnera chilensis*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 26 a.
1898. Mottier, D. M., Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung. — Pringsh. Jahrb., 31.
1884. Müller, C., Uebersicht der morphologischen Verhältnisse im Aufbau des in einem grossen Theile Südamerikas vorkommenden *Sambucus australis*. Cham. et Schlchdl. — Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin.
1885. ——, *Caprifoliaceae, Valerianaceae, Calyceraceae* in Martius, Flora Brasiliensis. — Leipzig.
1909. Nawaschin, S., Über das selbständige Bewegungsvermögen der Spermakerne bei einigen Angiospermen. — Österr. Bot. Zeitschr., 59.
1902. Overton, J. B., Parthenogenesis in *Thalictrum purpurascens*. — Bot. Gaz., 53.
1912. Pace, Lula, *Parnassia* and some allied genera. — Bot. Gaz., 54.
1913. ——, Apogamy in *Atamosco*. — Bot. Gaz., 56.
1914. Palm, B., Zur Embryologie der Gattungen *Aster* und *Solidago*. — Acta Horti Bergiani, 5.
1915. ——, Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. — Akad. Abh. Stockholm.
1917. Palm, B., and Rutgers, A. A. L., The Embryology of *Aucuba japonica*. — Rec. Trav. Bot. Neerl., 16.
1857. Payer, J. B., Traité d'organogénie comparée de la fleur. — Paris.
1908. Peters, K., Vergleichende Untersuchungen über die Ausbildung der sexuellen Reproduktionsorgane bei *Convolvulus* und *Cuscuta*. — Diss. Zürich.
1912. Samuels, J. A., Études sur le développement du sac embryonnaire et sur la fécondation du *Gunnera macrophylla* Bl. — Arch. f. Zellforsch., 8.
1913. Samuelsson, G., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen. — Sv. Bot. Tidskr., 7.
1890. Schaefer, B., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens und der Placenten. — Flora, 73.
1906. Schmid, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae*. — Beih. Bot. Centralbl., 20: 1.
1917. Schnarf, K., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. — Denkschr. Wiener Ak., 94.
1917. Schneider, C. K., Illustriertes Handwörterbuch der Botanik. Zweite Auflage, herausgegeben von K. Linsbauer. — Leipzig.
1849. Schnizlein, A., Fasciculus 25 von Nees ab Esenbeck: Genera plantarum florae germanicae. — Bonn.
1896. Schwere, S., Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von *Taraxacum officinale* Web. Ein Beitrag zur Embryologie der Compositen. — Flora, 82.
1911. Sharp, L. W., The Embryo sac of *Physostegia*. — Bot. Gaz., 52.
1902. Shibata, K., Die Doppelbefruchtung bei *Monotropa uniflora*. — Flora, 90.
1879. Strasburger, E., Die Angiospermen und die Gymnospermen. — Jena.
1885. ——, Zu *Santalum* und *Daphne*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 3.
1917. Tischler, G., Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche. — Progr. rei bot., 5.
1838. Treviranus, L. C., Physiologie der Gewächse. Zweyter Band. — Bonn.
1916. Täckholm, G., Zur Antipodenentwicklung der Kompositengattungen *Cosmidium* und *Cosmos*. — Sv. Bot. Tidskr., 10.
1871. Van Tieghem, Ph., Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. — Paris.
1898. ——, Structure de quelques ovules et parti qu'on en peut tirer pour améliorer la classification. — — Journ. Bot., 12.
1901. I. ——, L'Hypostase, sa structure et son role constants, sa position et sa forme variable. — Bull. Mus. d'Hist. Nat. Paris, 7.
1901. II. ——, L'oeuf des plantes considéré comme base de leur classification. — Ann. sci. nat. bot., (8), 14.
1908. I. ——, Remarque son l'orientation de l'embryon des Caprifoliacées. — Ann. sci. nat. bot., (9), 7.
1908. II. ——, Orientation de l'ovule dans le pistil et de l'embryon dans la graine chez les Valérianacées. — Ann. sci. nat. bot., (9), 8.
1878. Vesque, J., Développement du sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. — Ann. sci. nat. bot., (6), 6.

1897. VIDAL, L., Sur la structure et le développement du pistil et du fruit des Caprifoliacées. — Ann. Univ. Grenoble, 9.
1900. ——, Recherches sur le sommet de l'axe dans la fleur des Gamopétales. — Diss. Grenoble.
1903. ——, Contribution a l'anatomie des Valerianacées. — Ann. Univ. Grenoble, 15.
1878. WARMING, E., De l'ovule. — Ann. sci. nat. bot., (6), 5.
1913. ——, Observations sur la valeur systématique de l'ovule. — Mindeskrift for Japetus Steenstrup. Köbenhavn.
1890. WESTERMAIER, M., Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. — Nova Acta. Kais. Leop.-Carol. Deutsch. Ak. d. Naturf. B. 52. N:r 1, Halle.
1846. WICHURA, M., Beiträge zur Lehre von der Blatt- und Knospenstellung. — Flora, 29.

Tryckt den 14 maj 1920.

Uppsala 1920. Almqvist & Wiksells Boktryckeri-A.-B.

UPPSALA 1920. ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.